

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta
Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologie



Ing. Kristýna Petrová

Ekologické specializace ptáků na základě prostorových patrností v koexistenci
Ecological specializations of birds based on spatial co-existence patterns

Diplomová práce

Vedoucí práce: doc. RNDr. David Hořák, Ph.D.

Praha, 2018

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 2.8.2018

Ing. Kristýna Petrová

Poděkování

Ráda bych poděkovala svému školiteli doc. RNDr. Davidu Hořákovi, Ph.D. za vedení práce a postřehy při jejím zpracování. Nemalé poděkování patří i za data autorům českých hnízdních atlasů, bez kterých by tato práce nebyla možná. Dále také děkuji svému manželovi, který mě při psaní podporoval a měl se mnou pevné nervy.

Abstrakt

Ekologická specializace podle prostorových patrností v koexistenci je nová metodika sloužící k měření šířky niky pomocí koexistujícího společenstva využívající data o okupanci. Výsledkem je kontinuum druhů na škále od generalistů po specialisty podle hodnoty vybraného indexu. Cílem práce bylo testovat stabilitu indexu na prostorové a časové škále, porovnat index s jinými indexy specializace a studovat změnu indexu s časovou změnou okupance. Pro kvantifikaci specializace byly použity dva vybrané indexy (Theta a multipárový Simpson) na datech o hnízdním rozšíření ptáků na území České republiky a Evropy.

Metoda se jeví citlivá k prostorové škále. V případě ptáků je nestabilní zejména malá bodová škála, se zvětšující se škálou roste stabilita i korelace mezi oběma indexy. Problémy při použití bodové škály souvisejí s nevhodností použití bodové škály na ptácích vzhledem k nemožnosti této škály zahrnout habitat ptáků, především vodních druhů. Korelace mezi časovými obdobími jsou silnější na větší prostorové škále, než je bodová. Specializace podle prostorových patrností v koexistenci nejvýznamněji koreluje se specializací určenou podle expertů. Výsledky vztahu mezi specializací a změnou okupance naznačují, že s poklesem okupance majoritní část druhů opouští odlišnější plochy.

Klíčová slova: specializace, koexistence, ptáci, okupance, prostorová škála

Abstract

Ecological specialization based on co-existence patterns is new methodology used for niche breadth measurement using co-existing community with occupancy data. It results in generalist-specialist continuum according to value of specialization index. The aim of this thesis was testing index stability at spatial and temporal scale, compare this specialization index with other specialization indices and study changes in specialization with time changes in occupancy. Specialization was quantified using data of breeding birds atlases in the Czech Republic and Europe using two selected indices Theta and Simpson.

Methodology seems to be sensitive to spatial scale. Instability appears at small scale for birds, stability and correlation between indices increase with greater scale. Problems with using point counts corresponds to their unsuitability encompass birds' habitats, especially for water dependent birds. Correlations between different time periods are stronger at greater spatial scale. Specialization based on co-existence patterns correlates with specialization according to experts' opinions. Results from comparing changes in specialization with changes in occupancy suggest, that most of species tend to leave more diverse sites with occupancy decline.

Key words: specialization, coexistence, birds, occupancy, spatial scale

Obsah

1	Úvod	3
1.1	Cíle	5
1.2	Specializace podle prostorových patrností v koexistenci	6
1.2.1	Charakteristika	6
1.2.2	Výpočet indexu specializace	7
1.2.3	Použití	11
2	Metodika	15
2.1	Měření specializace	15
2.2	Použitá data	16
2.2.1	Atlas hnízdního rozšíření ptáků ČR	16
2.2.2	Hnízdní atlas ptáků Evropy EBCC	17
2.2.3	Jednotný program sčítání ptáků	18
2.2.4	Jiné specializační indexy	19
2.3	Výstupy	21
3	Výsledky	22
3.1	Stabilita indexu, korelace mezi indexy	24
3.2	Časová stabilita indexu	29
3.3	Prostorová stabilita indexu	32

3.4	Vnitrodruhová stabilita indexu na prostorové škále	36
3.5	Vztah k jiným indexům specializace	38
3.6	Vliv změny okupance	40
4	Diskuze	44
5	Závěr	52

1 Úvod

Ekologická specializace je obecně definována jako šířka ekologické niky daného druhu (Futuyma & Moreno 1988). Ekologická nika popisuje ekologickou roli druhu v prostředí, kterou lze matematicky chápat jako oblast n -dimenzionálního prostoru tvořeného podmínkami prostředí, při kterých je druh schopný udržet životaschopné populace (Hutchinson 1957). Nejčastěji je pojem specializace vnímán jako šíře niky v jednodimenzionálním prostoru, kde pouze jedna proměnná prostředí definuje kontinuum specialistů a generalistů. Rozlišit lze fundamentální nikou (Hutchinson 1957), vyjadřující nároky daného druhu na prostředí, a realizovanou nikou (Connell 1961), která navíc zahrnuje omezení vznikající konkurencí.

Díky principu ekologické niky lze druhy rozlišit na specialisty s úzkou ekologickou nikou a generalisty se širokou ekologickou nikou. Zatímco specialisté mohou tolerovat jen omezené množství podmínek prostředí, generalisté jsou schopni tolerovat více různých typů prostředí, čímž jsou schopni žít a rozmnožovat se ve větším množství habitatů. Omezení ekologické niky plyne z evolučního trade-off mezi zdroji, které může druh využít, a ve schopnosti je efektivně využít (MacArthur 1984). Výsledkem je, že specialisté jsou zdatnější ve svém optimálním prostředí než generalisté, to však na úkor jiných habitatů (Futuyma & Moreno 1988). Rozlišení druhů na specialisty a generalisty může pomoci určit, které druhy jsou ohroženy změnami prostředí a jsou náchylnější k vyhynutí (Keinath et al. 2017).

Na nikou je možné se dívat dvěma úhly pohledu. Lze ji vnímat ve smyslu odpovědi organismu na vnější podmínky, například zdroje (Grinnell 1917), nebo jako roli tohoto organismu v prostředí (Elton 1927). Specializace podle Grinnella je měřena podle výskytu konkrétního druhu, zatímco specializace podle Eltona je založena na funkčních traitech. Šíře niky je pak určena množstvím využívaných zdrojů, respektive funkčními rolemi druhu. Jak popisují autoři Devictor et al. (2010), je možné specializaci druhu definovat i bez rozlišení zda-li jde o Grin-

nellovu či Eltonovu niku. Touto alternativou je kvantifikace specializace podle kontinuální metriky generalista-specialista založené na koexistenci (Fridley et al. 2007). V tomto případě mají generalisté na obsazených místech velký druhový obrat, zatímco specialisté mají relativně malý druhový obrat nezávislý na počtu obsazených ploch.

Jednou z nejčastěji pokládaných otázek v ekologii je, proč je tolik druhů schopno spolu na nějakém místě koexistovat. Základem teorie koexistence je Gausův princip kompetičního vyloučení (Gause 1934), který postuluje, že v homogenním prostředí spolu nemohou koexistovat druhy, které mají stejné nároky na prostředí. Výsledkem je kompetiční vyloučení. Aby druhy mohly spolu koexistovat, dochází k diferenciaci jejich ekologických nik. Jestliže se budou jejich niky lišit, nebude docházet tak k silné kompetici, a druhy spolu budou schopny koexistovat. Tato diferenciacie způsobuje specializaci druhů, která může být vyjádřena změnou typu přijímané potravy nebo prostředí. Odpověď na otázku, jak velká diferenciacie nik u konkrétních dvou kompetujících druhů je potřeba, není jednoduchá. Bylo by třeba znát všechny informace o využití zdrojů, jejich vzájemné interakci, obývaném prostředí a umět niku z těchto dat kvantifikovat.

Jestliže druhy využívají jiné typy zdrojů, jsou schopny koexistovat. Nejznámějším příkladem jsou Darwinovy pěnkavy z Galapážských ostrovů, kde došlo vlivem diferenciacie typu potravní složky k adaptaci velikosti zobáku na danou velikost a druh potravy (Lowe 1936). Dalším častým jevem je diferenciacie využívaného prostředí - habitatu. Známé jsou příklady specializace na různé stromy a jejich části u lesňáčků (MacArthur 1958) nebo u sýkor (Rolando & Robotti 1985).

Rozšíření (distribuce) druhu je ovlivněno výběrem vhodného habitatu konkrétními jedinci, neboť reflektuje chování druhu jakožto reakci na aktuální podmínky prostředí (Fretwell & Lucas 1969). Základním nástrojem pro testování různých ekologických hypotéz ohledně distribuce druhu je využití prezence/absence dat, čili dat o výskytu druhu na určitých stejně velikých kvadrátech (Arita et al. 2008). Jedná se o matici, jejíž jedna dimenze vyjadřuje druhy, druhá pak sčítací plochy (kvadráty). Součet všech ploch, na kterých se druh vyskytuje, vyjadřuje

jeho okupanci (McGeoch & Gaston 2002). V biogeografických studiích je okupance používána k měření velikosti areálu rozšíření (Orme et al. 2006, Graves & Rahbek 2005)

Skutečná plocha, na které se daný druh vyskytuje, je definována jako areál okupance druhu (Gaston 1991). Míra okupance je pak ovlivněna velikostí rozlišení při pozorování výskytu daného druhu, tj. záleží na velikosti sčítací plochy. Ze dvou druhů majících na jemnější škále stejnou okupanci, bude mít na hrubší škále větší okupanci ten, který má disperznější charakter rozšíření (Magurran & McGill 2011).

Příkladem prezenčních/absenčních dat jsou atlasy hnízdního rozšíření ptáků, které se snaží získat informace o výskytu a početnosti druhů vyskytujících se v době mapování na zvoleném území. Jedná se o hnízdní období, kdy je v dané oblasti nejvíce ptačích druhů a ty si konkurují zejména o zdroj potravy, partnery a prostor (hnízda). Zdroje potravy jsou v mírném pásu v hnízdním období většinou dostatečné díky jarnímu boomu, jedinci si však silně konkurují o prostor, což může vést ke snaze přiletět do hnízdní oblasti dříve než při absenci jakékoliv kompetice (Kokko 1999) .

Tak jako jiné živočišné či rostlinné druhy jsou ptáci také do různé míry specializovaní. Vzhledem k tomu, že jsou velice populární skupinou k studování nejenom ekologických vztahů, lze v literatuře najít velké množství studií o měření specializace ptáků, zejména habitatové (Julliard et al. 2006, Reif et al. 2010, Belmaker et al. 2011) a potravní (Walker 2007). Doposud však nebylo testováno, jestli je pro kvantifikaci specializace ptáků vhodná koexistenční metoda navržená autory Fridley et al. (2007).

1.1 Cíle

Cílem této diplomové práce bude vypočítat index charakterizující míru specializace ptačích druhů podle prostorových patrností v koexistenci, která byla poprvé definována v článku Fridley et al. (2007). Vstupem jsou v tomto případě zejména

data z hnízdního rozšíření ptáků. Po vypočtení indexu pro dostupná data se budeme ptát na otázky ohledně:

- prostorové stability indexu
- časové stability indexu
- vztahu indexu k jiným typům specializace
- časové změně indexu ke změně počtu obsazených čtverců

Výsledkem bude odpověď na otázku, jestli je tato metoda definování specializovanosti ptačího druhu smysluplná, a jestli je možné vůbec takovýmto způsobem kvantifikovat míru specializace druhů. Důležitou součástí práce bude vytvoření skriptů v programu R (RStudio Team 2015), které mohou být vhodné pro další použití při jiných vstupních datasetech.

1.2 Specializace podle prostorových patrností v koexistenci

1.2.1 Charakteristika

Tato práce vychází z článku Fridley et al. (2007), ve kterém se autoři snaží najít způsob, jak kvantifikovat specializaci rostlinných druhů s využitím základních dat o jejich distribuci. Jedinou informací jsou záznamy o prezenci a absenci druhů na předem definovaných plochách. Z přítomnosti různých druhů na dané lokalitě je možné konkrétnímu druhu přiřadit míru specializace v rámci jeho ekologické niky podle přítomnosti ostatních druhů, se kterými na dané lokalitě koexistuje.

Fridley et al. (2007) vycházeli z toho, že je často možné diskrétně kvantifikovat různé druhy pomocí ekologických nik jako specialisty či generalisty. Pokusy definovat šířku niky pomocí odpovědi (Colwell & Futuyma 1971) nebo abundance druhu (Levin & Kerster 1968) podél gradientu prostředí (Austin & Gaywood 1994) jsou dle jejich názoru problematické a obtížné, autoři tedy navrhli nový výpočet

habitatové specializace pouze pomocí informace o koexistenci různých druhů. Základní myšlenkou je, že na předem definovaném prostoru by se měli generalisté vyskytovat s mnoha druhy, specialisté naopak s relativně menším množstvím druhů.

Cílem je získat stabilní odhad míry specializace, který by nám určil, jestli se druh nachází spíše ve větším či menším počtu habitatů bez nutnosti definovat pojem habitat. Habitaty nejsou něco diskrétního, do čehož by bylo možné druhy jednoduše zařadit. Tímto způsobem se sám definuje habitat druhu pomocí koexistence jiných druhů bez jakéhokoliv jiného předpokladu o habitatu. Generalisté se pak ve svém regionu objevují s relativně velkým počtem jiných druhů, specialisté pouze s několika málo. Jinými slovy nás zajímá, do jaké míry daný druh koexistuje s jinými druhy uvnitř nějaké oblasti.

Základním principem je výpočet hodnoty specializačního indexu stojícího na bázi β diverzity, kterou poprvé definoval Whittaker (Whittaker 1960) jako rozdíl druhového složení (druhový obrat, turnover) mezi dvěma lokalitami. Důvodem použití tohoto přístupu je, že generalisté by vzhledem k velkému počtu různých koexistujících druhů měli mít vysoký druhový obrat na místech, kde se vyskytují. U specialistů lze na druhou stranu pozorovat relativně malý druhový obrat i přes jakkoliv velkou či malou okupanci v datasetu, protože se jednoduše stále vyskytují s těmi samými druhy. Autoři Fridley et al. (2007) si vybrali pro definování míry specializace klasický přístup aditivní β diverzity (Veech et al. 2002, Lande 1996) definované jako

$$\beta = \gamma - \mu(\alpha), \quad (1.1)$$

kde γ je kumulativní počet druhů na všech plochách a $\mu(\alpha)$ je průměrná druhová bohatost na ploše.

1.2.2 Výpočet indexu specializace

Každému druhu je potřeba přiřadit nějakou hodnotu indexu specializace, abychom mohli dané druhy porovnávat v míře specializovanosti, respektive gene-

ralizovanosti. Index specializace nám tedy pomáhá kvantifikovat, do jaké míry je nějaký druh specializovanější než jiný. Samotná hodnota o ničem nevypovídá, je potřeba ji zohlednit ve škále hodnot ostatních druhů.

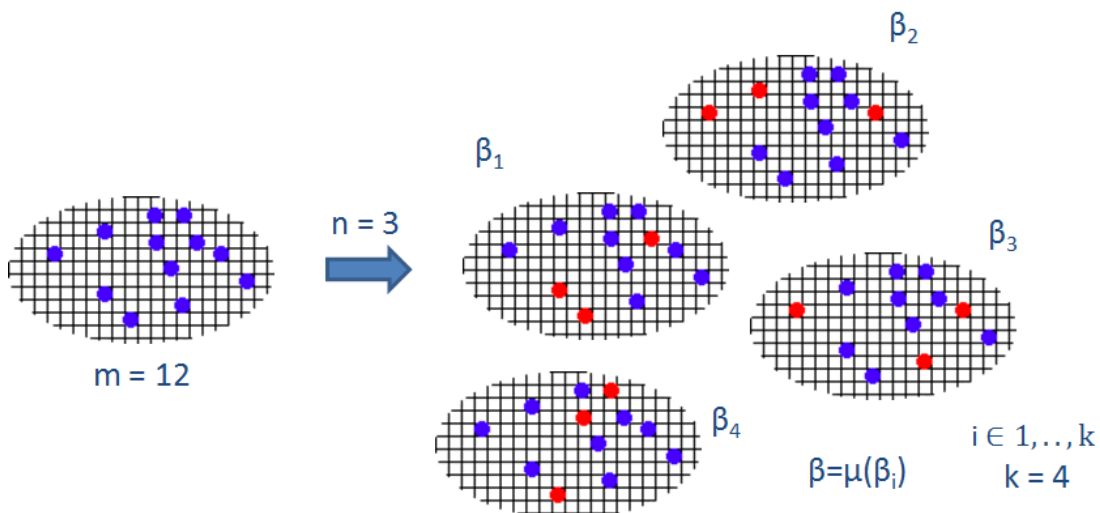
Autoři nové metody se zaměřili na index, který představuje jednu z nejjednodušších možností, jak kvantifikovat druhovou diverzitu. Tou je druhový obrát β definovaný dle rovnice 1.1 představující aditivní Whittakerovu β diverzitu. Výběr tohoto přístupu výpočtu specializace zohledňuje různé úrovně α diverzity, která by jinak ovlivnila odhad habitatové specializace. Například, pokud se druh vyskytuje s relativně velkým množstvím druhů, ale ve skutečnosti stále s těmi samými, pak odečtením lokální druhové bohatosti od celkové regionální se snižuje efekt variance habitatové bohatosti (Fridley et al. 2007).

Další důležitá myšlenka se týká frekvence druhů v datasetu. Druhy se v rámci nějakého souboru dat široce liší v počtu obsazených ploch, čímž by počet obsazených míst druhem ovlivňoval varianci odhadu specializace. Druhy vyskytující se hojně by automaticky měli vyšší γ diverzitu zvyšující následně na ní záviselý index specializace. Aby se vynuloval efekt různých frekvencí výskytu druhů, vypočítává se index specializace pomocí randomizace.

Princip randomizace pro výpočet indexu specializace podle Fridley et al. (2007) je znázorněn na obrázku 1.1. Druh okupuje m ploch. Je vybrán počet fixních ploch n , kde $n < m$, na kterých bude index počítán. Poté je vybráno náhodně n ploch z m . Tato randomizace je provedena k krát, přičemž pro každý výběr i z k dostaneme hodnotu indexu β_i . Zprůměrováním těchto hodnot přes všechna i dostaneme výslednou hodnotu indexu β . Tímto způsobem dochází k vyrovnání různě velkých počtů okupovaných ploch, protože všem druhům přisuzuje stejný počet okupovaných čtverců, ze kterých se určuje míra specializace.

Aby se výpočet indexu specializace nepletl s klasickou β diverzitou, je definován index specializace Theta podle rovnice (Fridley et al. 2007)

$$Theta = \mu(\gamma - \mu(\alpha)), \quad (1.2)$$



Obrázek 1.1: Vybraný druh okupuje m míst (modré puntíky) v nějaké větší oblasti (oválná mřížka). Pro výpočet je předem vybrán fixní počet čtverců n (v tomto případě $n = 3$). Ze všech m míst okupovaných druhem (v tomto případě $m = 12$) je náhodně vybrán subset míst o velikosti n . Pro tento výběr je spočtena hodnota indexu β_i . Tento proces je opakován vícekrát (v tomto případě $k = 4$). Všechny vypočtené hodnoty indexů jsou zprůměrovány, čímž získáme výslednou hodnotu indexu specializace $\beta = \mu(\beta_i)$.

která je formálně stejná jako rovnice 1.1, přičemž γ je celkový počet koexistujících druhů přes všechny plochy, α je lokální počet druhů na jedné ploše. Střední hodnota $\mu(\alpha)$ symbolizuje průměrnou hodnotu vypočtenou z náhodného výběru o velikosti fixního počtu ploch n . Celá tato randomizace je pak zopakována 100x ($k = 100$), výsledkem je tedy Theta jako střední hodnota výrazu $\gamma - \mu(\alpha)$.

Volba počtu čtverců, na kterých se randomizace provádí, by měla reflektovat relativní frekvenci druhů v datasetu. Výběr velmi malého počtu čtverců zvyšuje pravděpodobnost netypického subsetu druhové koexistence, který může vést k velké varianci v odhadu specializačního indexu. Na druhou stranu, příliš vysoký počet čtverců by eliminoval z výpočtu všechny druhy až na ty opravdu vysoce rozšířené. Fridley et al. (2007) zvolili pro náhodný výběr z datasetu po 20 a 50 sčítacích plochách.

Již od svého vzniku byla β diverzita (Whittaker 1960) vyjadřována více způsoby, protože výběr správné metriky závisí na pokládané otázce a na typu dostupných dat (Koleff et al. 2003). I když autoři Fridley et al. (2007) vynaložili velké úsilí na testování vybrané Theta metriky a vyhodnocení její vhodnosti pro

kvantifikování míry specializace, bylo později zjištěno (Zelený 2008, Manthey & Fridley 2009), že přístup aditivní β diverzity silně závisí na druhové bohatosti jednotlivých ploch, a přičemž nadhodnocuje šířku niky (hodnotu Theta) pro druhy obývající habitaty s mnoha druhy. Při definování jiných typů indexů (například multiplikativní β diverzity, (Zelený 2008)) však nastávají problémy s daty se silně sešikmenými rozděleními druhové bohatosti podél nějakého gradientu, proto autoři Manthey & Fridley (2009) navrhli použití párových indexů: Simpsonova nebo Jaccardova indexu podobnosti (Lennon et al. 2001), ty však nesou problémy související s vyjádřením diverzity při použití ploch, které jsou podmnožinou jiných (Manthey & Fridley 2009). Zároveň autoři Manthey & Fridley (2009) dospěli k závěru, že pro saturovaný vztah mezi lokální bohatostí a počtem druhů (species pool) neexistuje vhodná metrika, která by nebyla ovlivněna typem dat. Někteří autoři (Zoltán 2012) se pokoušeli o navržení vhodného algoritmu u takto saturovaných dat pro odhad šířky niky pomocí koexistujících druhů.

V novějším článku autoři Vimal & Devictor (2015) pro určení míry specializace rostlin využili namísto indexu Theta párový index podle Simpsona (Simpson 1943, Lennon et al. 2001, Koleff et al. 2003)

$$Simpson = \frac{\min(b, c)}{a + \min(b, c)}, \quad (1.3)$$

kde a je počet druhů nacházejících se na obou plochách, b je počet druhů obývajících pouze první plochu, ale ne druhou, a c je počet druhů na druhé ploše, ale ne na první. Index nabývá hodnot od 0 (všechny druhy stejné na obou plochách) do 1 (žádné druhy nejsou stejné). Tento index podobnosti mezi dvěma plochami je možné definovat i pro více jak dvě plochy. Vztah pro výpočet multipárového Simpsonova indexu je možné vyjádřit jako (Baselga 2010):

$$Simpson = \frac{\sum_{i < j} \min(b_{ij}, b_{ji})}{\sum_i S_i - S_T + \sum_{i < j} \min(b_{ij}, b_{ji})}, \quad (1.4)$$

kde b_{ij} je počet druhů na ploše i , ale ne na ploše j , S_i je počet všech druhů na ploše i a S_T je počet všech druhů na všech plochách. Tento výpočet míry

specializace byl vybrán jako jeden z mnoha, protože se jeví jako jeden z metrik nejméně ovlivněných druhy, které se nacházejí v druhově chudých habitatech (Baselga 2010).

1.2.3 Použití

Původně byl přístup podle Fridley et al. (2007) k výpočtu specializace použit pro dřeviny sčítaných na 2480 plochách o velikosti 20 m x 50 m z let 1988 až 2000. Výsledkem byla hodnota indexu specializace Theta, která seřadila druhy na gradientu generalista-specialista podle velikosti hodnoty Theta. Index byl počítán na různých prostorových škálách, kdy některé datasety byly subsetem jiných větších. Korelace mezi takovými různými subsety byly konzistentní, indikující stabilitu při změně prostorové škály. Zatímco generalisté tvořily druhy s velkým geografickým rozšířením, specialisté byly spíše druhy, které se objevovaly ve stresových či neobvyklých podmínkách.

Zajímavá část robustnosti specializačního indexu se týká prostorové škály. Autoři článku Vimal & Devictor (2015) navazující na původní článek Fridley et al. (2007) se zabývali stabilitou Simpsonova indexu v prostoru. Srovnávali výsledky výpočtů indexu pro cévnaté rostliny na různých prostorových škálách. Pro výpočty měli data o okupanci 3667 druhů od roku 1980. Data agregovali a poté celý region rozdělili na 1227 ploch o velikosti 5 km x 5 km, poté i na pole o velikosti 2 km x 2 km a 10 km x 10 km. Vzájemné prostorové korelace vyšly signifikantní, indikující robustnost indexu k změně prostorové škály. Autoři zjistili, že druhy, které koexistují s mnoha jinými druhy, jsou obecně druhy s větším rozšířením a že specialisté mají tendenci se vyskytovat v bohatších společenstvech (s druhovou bohatostí roste míra specializace).

Autoři Boulangeat et al. (2012) se zabývali testováním indexu na velkých škálách v heterogenním prostředí, zahrnující například různé stupně nadmořské výšky. Oblast převyšovala 26 000 km² se sčítacími plochami o velikosti 10 až 1000 m². Pro kvantifikaci specializace 1216 rostlinných druhů zvolili index založený na Raoově formuli pro entropii (Rao 1982) a potvrdili vhodnost koexistenčního

přístupu jako metody pro výpočet specializace. Zjistili, že se specializované druhy jsou druhy nacházející se často ve stresových prostředích, ve kterých co se týče abundance dominují.

Souvislost míry specializace a gradientu prostředí studovali také autoři Carboni et al. (2016). Využili záznamy o 158 cévnatých rostlinách na 570 plochách o velikosti 2 m x 2 m. Autoři se ptali, zda-li je distribuce specialistů/generalistů nějakým způsobem korelována s gradientem prostředí, zda-li se specialisté nacházejí spíše v prostředích se stresovými podmínkami. Pro odhad specializace použili kromě jiných metod (funkčních znaků a typu prostředí) i kookurenční přístup s použitím Jaccardova párového indexu podobnosti. Autoři potvrdili, že specialisté jsou druhy nacházející se v extrémnějších stanovištích, zároveň však také pozorovali rozdíly v různých přístupech výpočtu specializace. Autoři zastávají názor, že je důležité zohledňovat vhodný výběr kvantifikace specializace podle typu problému, avšak analýza více typů přístupů ke kvantifikaci specializace nám může dát ucelenou informaci o její charakteristice, jako metoda podle Fridley et al. (2007).

Podobně autoři Ford & Roberts (2018) studovali společenstvo 379 druhů ryb v rámci gradientu prostředí od tropů po mírný pás v oblasti západní Austrálie. Jednou z jejich otázek byla i specializace určená pomocí metodiky Fridley et al. (2007) vyjádřená multipárovým Simpsonovým indexem. Zjistili, že více specializovaní byli endemičtí temperátní druhy než druhy z tropů.

Kookurenční přístup k určení specializace pomocí multiplikativní β diverzity byl použit pro potvrzení posunu strategie vegetace svazu *Cochlodina* od severozápadní části Balkánu po střední Evropu (Šilc et al. 2014). Autoři porovnávali hodnotu indexu specializace mezi těmito zeměpisnými částmi na datech o plochách ve velikosti od 2 m² do 400 m². Studované druhy se chovají jako generalisté v oblasti původního výskytu (na Balkáně), zatímco jako specialisté v nově kolonizovaných oblastech.

Pro porovnání specializace s funkčními traity použili autoři Marinšek et al. (2015) index Theta vypočítaný na datasetu 326 druhů rostlin opadavých lesů na Slovinska na 4556 sčítacích plochách. Zjistili například, že habitatoví specialisté

obývají především vyšší nadmořské výšky, studená a sušší místa. A že i druhy, které jsou velice hojné, ale jsou vázány na speciální či zranitelné podmínky, jsou taky velcí specialisté.

Určení míry specializace konkrétních druhů na dané ploše lze využít k určení míry specializace celého společenstva (Julliard et al. 2006, Devictor et al. 2010). Na rozsáhlá data na semi-přírodních loukách o rozloze 54 000 km² v Západních Karpatech (dohromady 48 240 sčítacích ploch) použili autoři Fajmonová et al. (2013) multiplikativní přístup β diverzity s využitím algoritmu navrženého podle metodiky autora Zoltán (2012). Pro určení habitatové specializace v rámci společenstva použili průměrnou hodnotu všech hodnot specializace druhů na dané ploše. Zjistili, že habitatoví specialisté se nacházejí spíše v na živiny chudých habitatech, zatímco generalisté v habitatech bohatých na živiny. Rozdíly ve specializaci společenstev vysvětlují historií těchto společenstev během Holocénu.

V práci Abadie et al. (2011) se autoři věnovali vztahu mezi specializací společenstva a habitatovou fragmentací pro 304 rostlinných druhů. Specializace společenstva byla vyjádřena jako průměrná hodnota indexu Theta všech druhů nacházejících se společně na předem definované ploše. Byl prokázán pokles hodnoty indexu specializace společenstva s větší mírou fragmentace habitatu. Autoři diskutují, že specializace společenstva definovaná tímto způsobem může být využívána jako indikátor změny biodiverzity.

Korelaci mezi různými indexy studovali autoři Mobaied et al. (2015). Porovnávali výsledky pro tři různé indexy: Theta (tj. aditivní), multiplikativní a multipárový index podobnosti podle Simpsona. Na datech o 5267 druhů cévnatých rostlin ve Francii zjistili signifikantní korelace mezi indexy navzájem.

Až na pár výjimek se veškeré vědecké publikace zabývající se indexem specializace podle Fridley et al. (2007) zabývaly daty o výskytu rostlinných druhů. Kookurenční přístup výpočtu indexu specializace Theta byl využit u obojživelníků jako součást hypotézy šířky niky vysvětlující, že druhy které mají malé areály jsou lokálně vzácné (Rannap et al. 2009). Tato hypotéza však nebyla prokázána.

Metodiku Fridley et al. (2007) využili autoři Ducatez et al. (2014) pro určení specializace podle koexistujících společenstev terestriálních obratlovců v rámci habitatů. Vytvořili matici 101 habitatů vs. 22 300 druhů obratlovců, kde namísto obsazenosti dané plochy byla použita obsazeností konkrétního typu habitatu. V rámci koexistujícího společenstva se tak nacházely i druhy obývající stejné prostředí, ale na jiných kontinentech. Pro výpočet použili indexy Theta i multiplikativní β diverzitu. Autoři zjistili, že generalisté jsou více schopní srovnat se s aktuálními globálními změnami než specialisté.

Robustnost indexu k velikosti zvolené sčítací plochy pro cévnaté rostliny vedla k otázce, jestli lze pozorovat podobné chování indexu vypočítaného na datech o hnízdním rozšíření ptáků. Rozsáhlá data o hnízdících ptácích umožňují ptát se i na jiné otázky, než je pouze prostorová stabilita indexu. Na rozdíl od původního výpočtu tohoto indexu na rostlinách, máme u ptáků dostupné atlasy rozšířenosti konkrétních druhů z různých let, což nám umožňuje sledovat časovou změnu indexu.

Robustnost indexu k časové změně, tj. vztah mezi indexy vypočtenými pro různá období, by neměla být zanedbatelná. Představa, že by specializační index pro konkrétní typ dat v jednom období vyšel diametrálně odlišný než v dalším relativně blízkém časovém období, by indikovala nestabilitu, a tedy nepoužitelnost indexu. Velké mezidobé změny indexu by vyjadřovaly, že se druhy z hlediska koexistujícího společenstva během krátkého časového úseku rapidně změnily. V extrémním případě by to znamenalo, že se společenstvo koexistující s daným druhem změnilo v podstatě o 180°. Pokud by index specializace nebyl k časové změně robustní, mohl by sloužit pouze pro diskrétní časová období bez možnosti hledání nějakého trendu vývoje koexistujících společenstev.

Robustnost indexu nám pak může poukázat na skutečnou změnu společenstev, neboť malé změny indexu pro konkrétní druhy mohou vyjadřovat, jakým způsobem se společenstvo kolem daného druhu mění.

2 Metodika

Hlavní část práce spočívala ve výběru vhodného odhadu míry specializace pro ptací druhy, datové analýze dostupných dat, jejich zpracování, porovnání indexů a jejich stability dle cílů zadání práce a tvorbě skriptů v programu R (RStudio Team 2015).

2.1 Měření specializace

Pro určení míry specializace byly zvoleny indexy Theta a multipárový Simpson (dále Simpson) definované v rovnicích 1.2 a 1.4. Důvodem tohoto výběru bylo porovnání našich výsledků s výsledky publikovaných v literatuře, a to zejména prostorovou stabilitou indexů. Zároveň indexy jsou ve své podstatě navzájem odlišné, neboť Theta porovnává průměrnou lokální diverzitu na více místech, zatímco Simpsonův index porovnává všechny dvojice ploch mezi sebou a dává informaci o odlišnosti, respektive podobnosti těchto ploch. Z tohoto důvodu může být zajímavé je porovnat i mezi sebou. V literatuře nebyl zatím publikován žádný článek, který by se věnoval vícero typům indexům a vypočítal míru specializace pro stejná data dvěma různými způsoby.

Výpočet indexu specializace reflektující koexistenci je vypočítán z náhodně vybraných subsetů čtverců okupovaných daným druhem. Tento přístup zohledňuje různý počet obsazených čtverců mezi druhy a všem druhům přisuzuje stejný počet okupovaných čtverců, ze kterých se určuje míra specializace. Tato metodika je detailně rozebrána v kapitole 1.2.2.

Hodnoty těchto indexů byly dále podrobeny analýze. Cílem bylo zjistit, zda-li je tento přístup k výpočtu míry specializace smysluplný, tedy jestli je odhad indexu specializace na různých škálách stabilní. Zajímaly nás tedy jak informace

o stabilitě indexu při časové a prostorové změně, pak také porovnání s jinými přístupy k měření specializace.

2.2 Použitá data

Hlavní náplní práce bylo využití dostupných dat o rozšíření hnízdících ptáků na území České republiky a Evropy, které pak byly vhodným způsobem použity pro analýzu nového přístupu výpočtu specializace. Základními zdroji diplomové práce byly publikované tři Atlasy hnízdění ptáků v České republice, data o okupanci druhů v rámci Jednotného programu sčítání ptáků od České společnosti ornitologické a atlas o Hnízdním rozšíření ptáků Evropy publikovaný Evropskou radou pro sčítání ptáků.

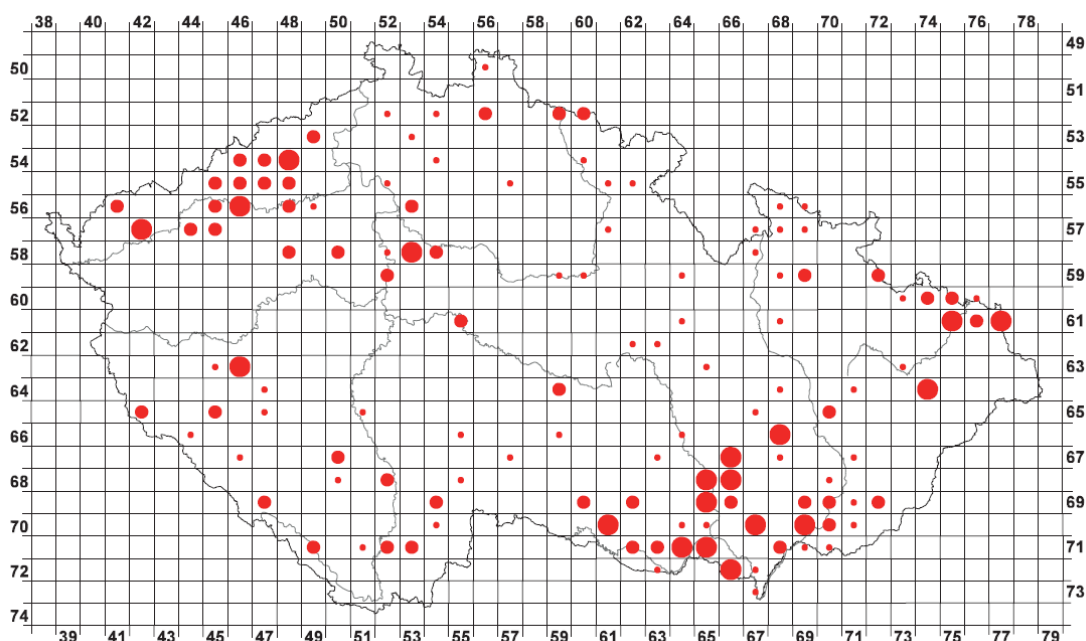
2.2.1 Atlas hnízdění ptáků ČR

Atlas hnízdění ptáků ČR (Atlas) je soubor pozorovaných výskytů hnízdících ptáků na našem území zanesených do geografické mapy České republiky (obrázek 2.1), která je rozdělena na menší pravidelné celky ve tvaru přibližného čtverce. Atlas je dostupný ve třech různých časových vydáních, která obsahují data ze sčítacích období v letech 1973-77 (Štastný & Hudec 1987), 1985-1989 (Štastný et al. 1997) a 2001-2003 (Bejček et al. 2006). Nový atlas, který je sestavován pro roky 2014-17, ještě při psaní práce nebyl dostupný (respektive všechna data ještě nebyla zpracována), nemohl být tedy využit. Atlasy jsou souborem informací o hnízdním rozšíření ptáků, na nichž se podíleli zkušení ornitologové i amatéři se záštitou České společnosti ornitologické. Hnízdní rozšíření je rozděleno do několika kategorií podle typu hnízdění výskytu. Čtyři hlavní kategorie jsou nehnízdící, možné hnízdění, pravděpodobné hnízdění, prokázané hnízdění. Pro analýzu byla využita všechna dostupná data z posledních třech kategorií.

První mapování atlasu ($m1$) obsahuje záznamy o výskytu 184 druhů na 846 kvadrátech, druhé mapování ($m2$) obsahuje 198 druhů zaznamenaných na

628 čtvercích, třetí mapování (*m3*) obsahuje záznamy o 215 druzích také na 628 čtvercích.

V prvním atlasu ze sedmdesátých let minulého století byla Česká republika rozčleněna na oblasti ve tvaru čtverce o hranách 10 km x 10 km. V dalších dvou publikovaných atlasech jsou sčítací oblasti vytvořeny o rozměrech 10 minut zeměpisné délky a 6 minut zeměpisné šířky, což je přibližně rovno velikosti 11,2 km x 12 km. Z důvodu odlišnosti velikostí kvadrátů mezi prvním a dalšími dvěma atlasy byla data z prvního atlasu použita spíše sporadicky a pro většinu analýz byl využit druhý atlas, který časově odpovídá době sběru dat pro Hnízdní atlas ptáků Evropy (kapitola 2.2.2), respektive třetí atlas, který zase časově odpovídá Jednotnému programu sčítání ptáků (kapitola 2.2.3).



Obrázek 2.1: Mapa rozšíření bělořita šedého (*Oenanthe oenanthe*) z Atlasu hnízdního rozšíření ptáků ČR (Bejček et al. 2006)

2.2.2 Hnízdní atlas ptáků Evropy EBCC

Hnízdní atlas ptáků Evropy EBCC (anglickým názvem The EBCC Atlas of European Breeding Birds, Hagemeyer & Blair 1997) je atlas hnízdního rozšíření ptáků v Evropě, která je rozdělena na sčítací území o velikosti 50 km x 50 km.

Dohromady se jedná o 2059 čtverců se záznamy o 499 hnízdících ptácích. Atlas byl vydán Evropskou radou pro sčítání ptáků (EBCC) roku 1997 a obsahuje výsledek práce ornitologů po celé Evropě předešlého období 25 let. Data na diplomovou práci obsahovala souřadnice sčítacích čtverců a na nich záznamy o rozšíření ptáků ve formě přítomen/nepřítomen.

Vzhledem k tomu, že EBCC atlas zahrnuje sčítání i na území České republiky, je možné porovnávat výsledky měření specializace pro tuto oblast s Atlasem hnízdního rozšíření ptáků ČR.

2.2.3 Jednotný program sčítání ptáků

Jednotný program sčítání ptáků (JPSP) monitoruje vývoj změny početnosti většiny druhů ptáků hnízdících na území České republiky. Sčítání probíhá na dvaceti bodech podél určitého transektu, přičemž body reprezentují sčítací čtverce o jednotkové velikosti. Jejich rozestupy jsou předem dané, musí být však alespoň 300 m velké. Bodové sčítání probíhá každoročně, přičemž jde o to získat data o pozorování ptáků z lokalit v co největší řadě let za sebou, aby bylo možno vytvořit nějaké závěry, například trendy ve změně početnosti konkrétních typů ptáků. (Česká společnost ornitologická 2018)

Pro práci byla využita data z let 2001-2010. V průběhu let se mění počet bodů, na kterých dochází ke sčítání ptáků, protože tomu většinou odpovídá přírůstek nebo úbytek ornitologů, kteří se sčítání věnují. V posledních letech dochází spíše k nárůstu počtu záznamů, pravděpodobně dáno tím, jak se projekty dostávají do podvědomí široké veřejnosti. Počet sčítacích bodů z let 2001-2010 se nachází v rozmezí hodnot 1240-2580, minimální počet je z roku 2003, maximální z roku 2009. Podobně lze pozorovat i nárůst počtu zaznamenaných druhů, kdy je jejich počet v rozmezí hodnot 141-164. Minimální počet zaznamenaných druhů byl v roce 2002, maximální v roce 2008.

Data z JPSP dostupná v po sobě následujících letech lze použít pro odhad robustnosti specializačního indexu k časové změně (kapitola 3.2). Při zanedbatelné

meziroční změně specializačního indexu lze všechny data dát dohromady a použít je jako větší soubor dat. Ty jsou pak na podobné časové bázi jako klasické Atlasy hnízdního rozšíření ptáků ČR, které jsou složeny z tří až čtyřletých sčítacích období. Při tomto kroku dostáváme více záznamů o konkrétních druzích, které se mohou hodit při vyhodnocování robustnosti specializačního indexu na různých prostorových škálách (kapitola 3.3).

2.2.4 Jiné specializační indexy

Majoritní část práce spočívala ve výpočtu míry specializace daného druhu podle společenstva druhů, kteří s ním koexistují na předem definované prostorové škále, respektive bodu. Míra specializace je určena hodnotou definovaného specializačního indexu, vztaženého k hodnotám specializačního indexu ostatních druhů. Pro porovnání výsledků našeho indexu je dobré se podívat, jak si stojí s jinými metodickými přístupy výpočtu specializace, které jsou pro tento účel používány.

Obecně lze definovat habitatovou specializaci jako počet všech různých typů habitatů, které ptáci osidlují (Julliard et al. 2006). Každému ptačímu druhu jsou přiřazeny definované kategorie biotopů (například otevřený les, mokřady), kde se nachází. Výsledkem zařazení každého druhu do některých kategorií biotopů a tedy i poměru těchto osídlených typů biotopů k celkovému počtu dostupných, dostáváme představu o míře specializace, respektive generalizaci daného druhu. Tímto způsobem můžeme druhy rozdělit podél gradientu od specialistů (obývající pár typů prostředí) po generalisty (obývající více typů prostředí). Tato specializace vyjadřuje realizovanou Grinnellovu niky, neboť zahrnuje požadavky druhu na prostředí, ignoruje však například varianci různého fitness v různých typech habitatů (Devictor et al. 2010).

Relativně novým přístupem pro určení míry habitatové specializace je metoda navržená podle francouzských vědců (Julliard et al. 2006). Výsledkem výpočtu je hodnota specializačního indexu SSI (z anglického *species specialization index*) pro daný druh zohledňující jeho abundanci v předem definovaných habitatech. Předpokládá se, že abundance druhu mezi jeho přípustnými habitaty je vyrov-

naná. Mírou specializace je pak variance výskytu v různých typech prostředí, kdy se specializovanost druhu vypočítá podle rovnice

$$SSI_{habitat} = \left(\frac{H}{h} - 1\right)^{1/2}, \quad (2.1)$$

kde H je počet všech možných habitatů, h je počet obsazených habitatů daným druhem. Například, pokud druh okupuje polovinu všech možných habitatů (tj. poměr H ku h je dvě), pak hodnota SSI je jedna. Jestliže se druh vyskytuje ve všech habitatech, tak SSI je nula. Maximální hodnota SSI při, které je druh nej-specializovanější (osidluje jeden typ habitatu), je dána počtem všech dostupných habitatů, tj. $(H - 1)^{1/2}$.

Pro výpočet habitatové specializace byla použita data z nově publikované obsáhlé databáze o životních strategiích ptáků (Storchová & Hořák 2018) s dostupnými údaji o 500 evropských ptácích. Ti jsou zde rozděleni do 15 biotopových kategorií: opadavé lesy, jehličnaté lesy, lesní krajina, křoví, savana, tundra, traviny, hory, rákosy, mokřady, pouště, sladké vody, moře, skály a lidské osídlení. V této práci byla zároveň ptačím druhům přiřazena potravní strategie. Mezi devět definovaných strategií patří: folivorie, plodožravost, semenožravost, hmyzožravost, rybožravost, živíci se jinými bezobratlými, jinými obratlovci a všežravost. Na tyto data byla použita stejná metodika pro výpočet míry potravní specializace jako pro habitatovou specializaci, a to:

$$SSI_{diet} = \left(\frac{D}{d} - 1\right)^{1/2}, \quad (2.2)$$

kde D je počet všech potravních strategií, d je počet typů těchto strategií preferovaných daným druhem.

I když jsou známy informace o životní strategii druhu, není ho pokaždé jednoduché charakterizovat či zařadit do určité z uměle vytvořených diskrétních kategorií habitatu. V této kategorizaci se smazává informace o preferenci určitého habitatu před jiným, a dává nám zprávu pouze o výskytu v habitatu ve formě ano/ne. Z těchto důvodů se přistupuje i k jiným metodám definování specializace.

Jednou z možností definování habitatové specializace je postup využívající znalosti expertů na ptačí ekologii (Reif et al. 2010). Každý z několika vybraných expertů určí, zda-li je daný ptačí druh spíše habitatový generalista či specialista, a to podle svého nejlepšího uvážení dle známých habitatových kategorií. Průměrem všech hodnocení je určena míra specializace daného druhu, která se dá opět porovnávat s hodnotami od ostatních druhů.

Pro tuto diplomovou práci byla využita data z článku Reif et al. (2010). Jedná se o seznam 137 běžných druhů z území České republiky, kterým byla podle subjektivního hodnocení přiřazeno, jestli jsou spíše habitatoví specialisté nebo generalisté. Poměr počtu hodnocení jako specialista ku celkovému počtu hodnocení (dohromady 11) dává hodnotu míry specializace. Pokud všichni experti ohodnotili nějaký konkrétní druh jako specialistu, výsledná hodnota SSI je 1, jestliže naopak všichni experti hodnotili druh jako generalistu, $SSI = 0$. Všem druhům je tedy přiřazena diskrétní hodnota z intervalu mezi 0 a 1. Odhad specializace je dosti hrubý, neboť jsou definovány pouze dvě kategorie specializace: specialista a generalista, přičemž míra specializace je dána 12 diskrétními hodnotami.

2.3 Výstupy

Původní skript z doplňkového materiálu článku Fridley et al. (2007) obsahoval ukázkou randomizovaného výpočtu indexu specializace. V práci bylo potřeba skript předělat do formy vhodné pro naše data, a také vytvořit nové skripty pro výpočet druhého indexu specializace. Všechny skripty, které jsou schopné načíst data, vypočítat index a vygenerovat soubor nebo tabulku s výstupy, jsou přiloženy v příloze a jsou vhodné pro další použití.

3 Výsledky

Analytická část práce spočívala ve výpočtu dvou vybraných indexů specializace Theta a Simpson pro tři Atlasy hnízdního rozšíření ptáků ČR, jeden Hnízdní atlas ptáků Evropy EBCC a 10 let záznamů z Jednotného programu sčítání ptáků. Cílem této části bylo vyhodnotit robustnost indexu vůči časové a prostorové změně, jeho vztah s jiným ekologickými specializačními indexy a souvislost mezi časovou změnou indexu a změnou okupance.

Výpočet specializačního indexu stojí na bázi randomizace. To znamená, že výsledná hodnota indexu je pouze odhadem specializace konkrétního druhu. Tento přístup však dává možnost prozkoumat specializaci druhů na kontinuální škále. Pro představu, jak vypadá vygenerovaná kontinuální škála indexu podle randomizačního přístupu, je možné se podívat na tabulky 3.1 a 3.2. Tabulka 3.1 ukazuje výsledky pro prvních a posledních 10 ptačích druhů seřazených podle vypočítaného indexu Theta, tabulka 3.2 ukazuje to samé pro index Simpson. Indexy jsou vypočítané na datech z Hnízdního atlasu ptáků Evropy, přičemž vlivem výběru počtu randomizačních čtverců $n = 20$ jsou hodnoty indexu určeny pouze pro 379 z 499 druhů. Tento počet odpovídá všem druhům, které mají zaznamenaný výskyt na nejméně dvaceti sčítacích čtvercích. V obou případech vysoká hodnota indexu značí generalistu, malá specialistu. Kromě *pořadí*, *druhu*, hodnoty indexu (*theta*, *simpson*) a směrodatné odchylky pro Theta (*theta.sd*) jsou v tabulkách uvedeny informace o počtu sčítacích čtverců (*#čtverce*), kde se druh nachází, a počtu koexistencí (*#koex*), čili počtu zaznamenaných koexistujících druhů.

Variance, respektive směrodatná odchylka hodnoty vypočteného indexu, je relativně velká (viz hodnota *theta.sd* v tabulce 3.1). Celkově je nám tedy jedno, zda-li vyšla hodnota indexu konkrétního druhu v celkovém pořadí mezi ostatními druhy o jedno místo výše či níže. Jde o to, jak je hodnota indexu vztažena k hodnotám indexům ostatních druhů a kde se druh relativně nachází. Důležité je, jestli

se index pro různé typy prostorových či časových škál příliš nemění. Pokud by se výpočet opakoval, tento druh by byl na podobném místě v pořadí, ale nebyl by jednou na prvním, podruhé na posledním místě.

Největším generalistou při výpočtu specializace pomocí indexu Theta vyšel orel skalní (*Aquila chrysaetos*), který byl podle indexu Simpson na druhém místě. V případě indexu Theta vyšla jeho hodnota 204,05 s odchylkou 11,75. Tento druh byl zaznamenán na 686 čtvercích, na nichž s ním koexistovalo 417 různých druhů.

Z prvních deseti generalistů vypočtených pro oba indexy je společných pět ptáčích druhů. Jsou to: orel skalní (*Aquila chrysaetos*), krkavec velký (*Corvus corax*), kukačka obecná (*Cuculus canorus*), straka obecná (*Pica pica*) a sokol stěhovavý (*Falco peregrinus*). Pro největších deset specialistů jsou to pouze dva druhy, a to: husice nilská (*Alopochen aegyptiacus*) a strnad malinký (*Emberiza pusilla*).

Tabulka 3.1: Příklad kontinuálních hodnot indexu specializace Theta pro prvních a posledních deset druhů v pořadí od největší hodnoty (generalista) po nejmenší (specialista) pro data z Hnízdního atlasu ptáků Evropy s počtem randomizačních čtverců $n = 20$. Dále je zde uvedena směrodatná odchylka indexu (*theta.sd*), počet okupovaných čtverců (*#čtverce*) a počet koexistujících druhů (*#koex*).

pořadí	druh	theta	theta.sd	#čtverce	#koex
1	<i>Aquila chrysaetos</i>	204,05	11,75	686	417
2	<i>Corvus corax</i>	200,84	13,01	1651	432
3	<i>Corvus corone</i>	196,74	14,31	2005	433
4	<i>Cuculus canorus</i>	195,97	15,48	2016	436
5	<i>Delichon urbica</i>	195,38	15,63	2002	435
6	<i>Anas platyrhynchos</i>	195,09	14,29	1937	436
7	<i>Falco tinnunculus</i>	194,91	17,35	1969	436
8	<i>Falco peregrinus</i>	194,27	17,16	593	421
9	<i>Pica pica</i>	194,04	15,88	1998	429
10	<i>Motacilla alba</i>	193,99	15,69	2009	431
370	<i>Estrilda astrild</i>	73,21	3,21	33	195
371	<i>Limicola falcinellus</i>	69,95	8,73	152	231
372	<i>Nyctea scandiaca</i>	69,74	6,01	43	183
373	<i>Parus cinctus</i>	69,25	8,67	144	224
374	<i>Alopochen aegyptiacus</i>	67,85	2,04	24	207
375	<i>Pinicola enucleator</i>	67,83	8,1	155	226
376	<i>Anthus cervinus</i>	64,34	5,56	61	180
377	<i>Carduelis hornemanni</i>	61,94	4,76	49	178
378	<i>Emberiza pusilla</i>	59,2	5,32	72	200
379	<i>Limosa lapponica</i>	58,34	3,67	31	169

Tabulka 3.2: Příklad kontinuálních hodnot indexu specializace Simpson pro prvních a posledních deset druhů v pořadí od největší hodnoty (generalista) po nejmenší (specialista) pro data z Hnízdního atlasu ptáků Evropy s počtem randomizačních čtverců $n = 20$. Dále je zde uveden počet okupovaných čtverců ($\# \text{čtverce}$) a počet koexistujících druhů ($\# \text{koex}$).

pořadí	druh	simpson	#čtverce	#koex
1	<i>Stictocarbo aristotelis</i>	0,793	72	346
2	<i>Aquila chrysaetos</i>	0,785	686	417
3	<i>Eremophila alpestris</i>	0,784	104	343
4	<i>Cinclus cinclus</i>	0,761	1013	417
5	<i>Lagopus mutus</i>	0,758	244	338
6	<i>Corvus corax</i>	0,756	1651	432
7	<i>Cuculus canorus</i>	0,755	2016	436
8	<i>Turdus torquatus</i>	0,754	435	382
9	<i>Pica pica</i>	0,753	1998	429
10	<i>Falco peregrinus</i>	0,753	593	421
370	<i>Circus macrourus</i>	0,523	24	250
371	<i>Mergus albellus</i>	0,521	109	278
372	<i>Chersophilus duponti</i>	0,520	30	214
373	<i>Bombycilla garrulus</i>	0,518	151	236
374	<i>Oxyura jamaicensis</i>	0,514	45	222
375	<i>Loxia leucoptera</i>	0,498	129	240
376	<i>Acrocephalus paludicola</i>	0,489	41	262
377	<i>Emberiza pusilla</i>	0,478	72	200
378	<i>Syrnaticus reevesii</i>	0,458	35	246
379	<i>Alopochen aegyptiacus</i>	0,432	24	207

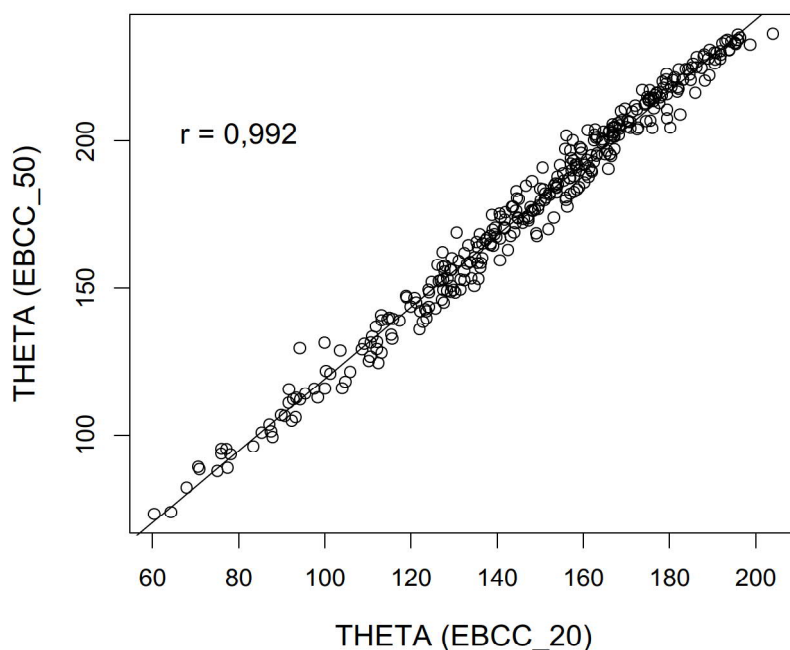
Jak již bylo zmíněno, hodnoty indexu závisí na celkové regionální (γ) diverzitě a na počtu vybraného minimálního počtu randomizačních čtverců. Proto pokud se provedou dva výpočty s různým počtem randomizačních čtverců, odhady hodnot indexů specializace konkrétních druhů budou jiné, neměly by však významně ovlivňovat pořadí v rámci kontinua generalista-specialista.

3.1 Stabilita indexu, korelace mezi indexy

Výsledek odhadu míry specializace by v konečném důsledku neměl na počtu randomizačních čtverců záviset. Počet čtverců by neměl zvyšovat varianci odhadu specializačního indexu, ani by neměl eliminovat všechny druhy kromě těch opravdu běžných. Z tohoto důvodu byly provedeny korelační analýzy na různé velikosti počtu randomizačních čtverců pro oba indexy Theta i Simpson na datech z Atlasu

hnízdního rozšíření ptáků ČR i z Hnízdního atlasu ptáků Evropy. Počty čtverců byly zvoleny 20, 30 a 50.

Všechny korelace byly signifikantní s p -hodnotou $P < 0,001$, přičemž koeficient korelace vyšel vždy velice vysoký, indikující silný vztah mezi různými počty čtverců. Příklad takové korelace pro index Theta počítaný na Hnízdním atlasu ptáků Evropy pro vybraný počet čtverců 20 a 50 je vyneseno v grafu na obrázku 3.1. Korelační koeficient vyšel v tomto případě $r = 0,992$.



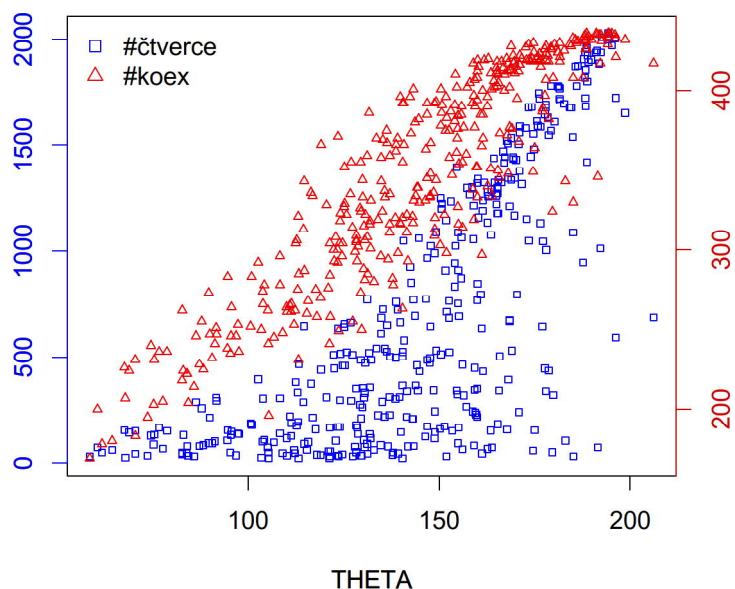
Obrázek 3.1: Korelace specializačního indexu Theta při použití různého počtu fixních čtverců během randomizace (20 a 50) pro Hnízdní atlas ptáků Evropy EBCC. Korelační koeficient je $r = 0,992$ při $P < 0,001$.

Vzhledem k síle korelace mezi vypočtenými indexy s různými počty randomizačních čtverců byl zvolen pro všechny další výpočty počet čtverců $n = 20$. Jedná se o dostatečně nízkou hodnotu, aby byl počítán index i pro druhy vzácné a zároveň, aby se zbytečně nezvyšovala variance hodnoty indexu náhodnou koexistencí.

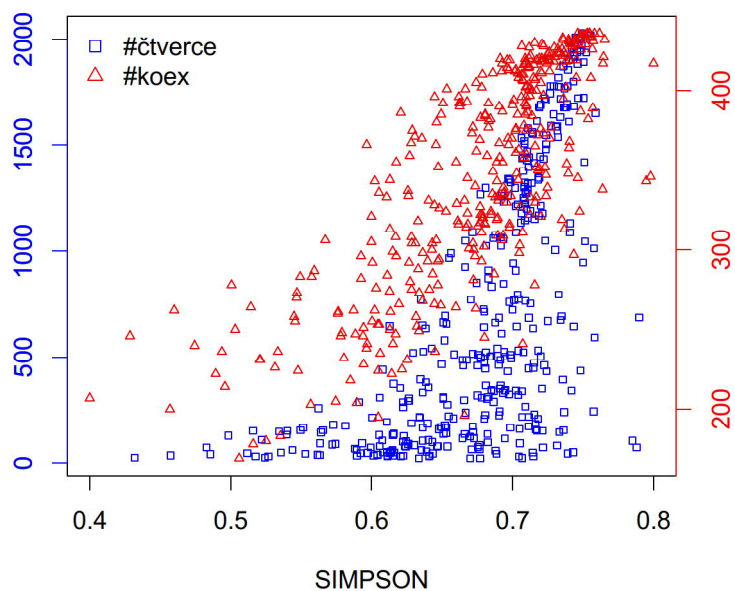
Vztah mezi hodnotami indexů specializace Theta a podle Simpsona a počtem koexistujících druhů a okupovaných čtverců je vyneseno v grafech na obrázcích 3.2a a 3.2b. V obou případech je vidět, že specialisté (malé hodnoty indexů) se vyskytují pouze na malém množství čtverců, zatímco generalisté (vysoké hodnoty indexů)

jsou druhy obývající malé i velké množství čtverců. S větším počtem koexistujících druhů stoupá hodnota vypočteného indexu specializace, přímochařejí především u indexu Theta. Generalisté nejsou pouze druhy s vysokou okupancí.

a) THETA

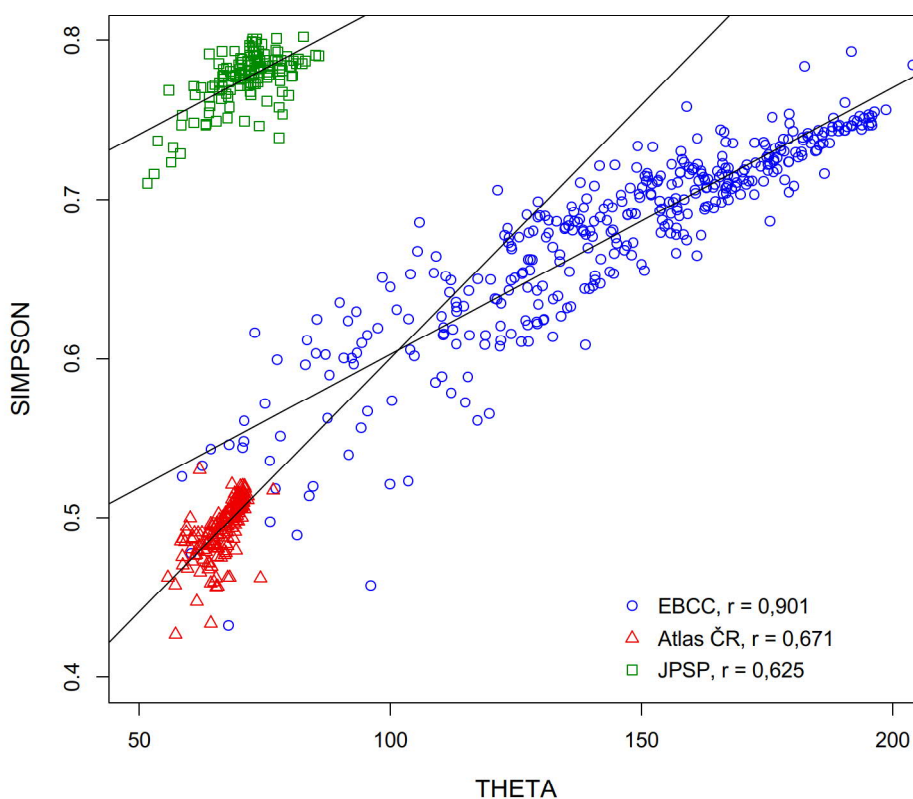


b) SIMPSON



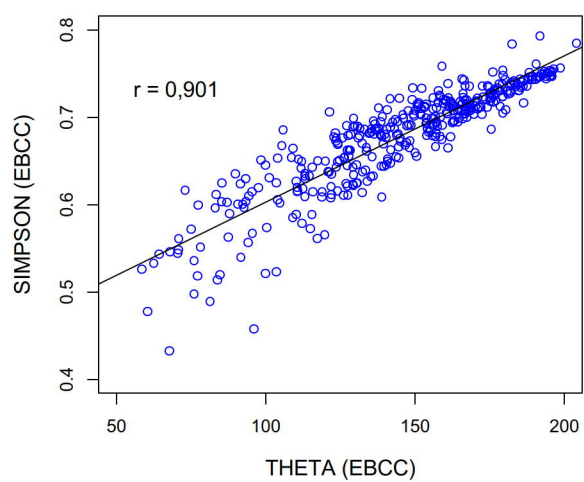
Obrázek 3.2: Vztah mezi specializačním indexem a) Theta a b) podle Simpsona k celkovému počtu okupovaných čtverců (#čtverce) a koexistujících druhů (#čtverce) pro data z Hnízdního atlasu ptáků Evropy.

Výběr vhodného indexu pro definování specializace podle prostorových patternů v koexistenci nemusí být jednoduchý, proto byly pro další výpočty zvoleny dva typy indexu Theta a Simpson. V grafech na obrázcích 3.3 a 3.4 jsou vyneseny indexy Theta a Simpson pro všechny tři velikosti prostorových škál: a) Hnízdní atlas ptáků Evropy, b) Atlas hnízdního rozšíření ptáků ČR z druhého mapování a c) Jednotný program sčítání ptáků. Obrázek 3.3 ilustruje všechny tři porovnání indexů v jednom grafu. V něm je vidět, že vzhledem k velikosti vzorku (tj. počtu druhů), jsou rozpětí hodnot indexů různé. Proto jsou korelace jednotlivých prostorových škál pro přehlednost vyobrazeny také v grafech na obrázcích 3.4a–c. Všechny indexy jsou vypočteny s randomizačním počtem čtverců $n = 20$. Korelační koeficienty dosahují postupně hodnot $r = 0,901$, $r = 0,671$ a $r = 0,625$, vše při $P < 0,001$. Přestože se indexy vypočítávají odlišným způsobem, bylo zjištěno, že spolu korelují.

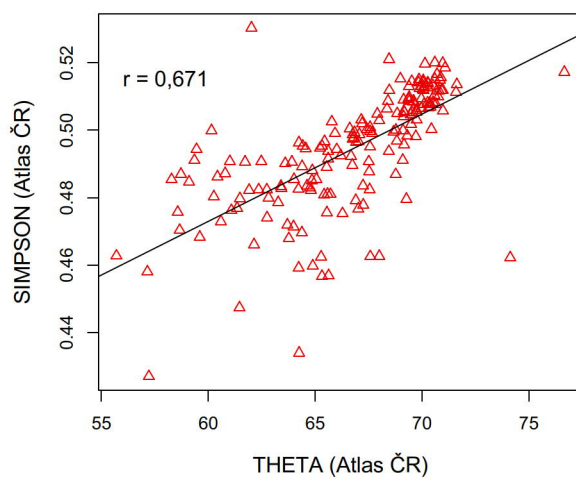


Obrázek 3.3: Korelace specializačních indexů Theta a Simpson pro data z Hnízdního atlasu ptáků Evropy, Atlasu hnízdního rozšíření ptáků ČR a Jednotného programu sčítání ptáků. Zobrazeny jsou korelační přímky při $P < 0,001$.

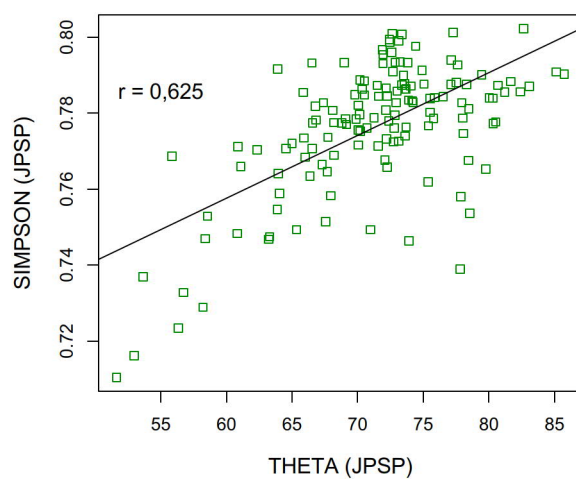
a) EBCC



b) Atlas ČR



c) JPSP



Obrázek 3.4: Korelace specializačních indexů Theta a Simpson pro a) data z Hnízdního atlasu ptáků Evropy, b) Atlasu hnízdního rozšíření ptáků ČR a c) Jednotného programu sčítání ptáků. Uvedeny jsou hodnoty korelačních koeficientů při $P < 0,001$.

Největší prostorová škála 50 km x 50 km (obrázek 3.4a) se jeví jako nejrobustnější k různým typům indexů specializace. Druhy, které se jeví jako generalistější v jednom indexu specializace (vysoká hodnota indexu), jsou generalisté i ve druhém indexu a vice versa se specialisty (nízká hodnota indexu). Ostatní dvě škály se jeví jako slabší, přesto tu lze pozorovat stejný trend, i když se zvýšenou variací.

Specializační indexy jsou silně korelovány při různých velikostech randomizačních subsetů. Zároveň jsou korelovány i indexy mezi sebou, proto je možné přejít k odhadu robustnosti těchto indexů na časové a prostorové škále.

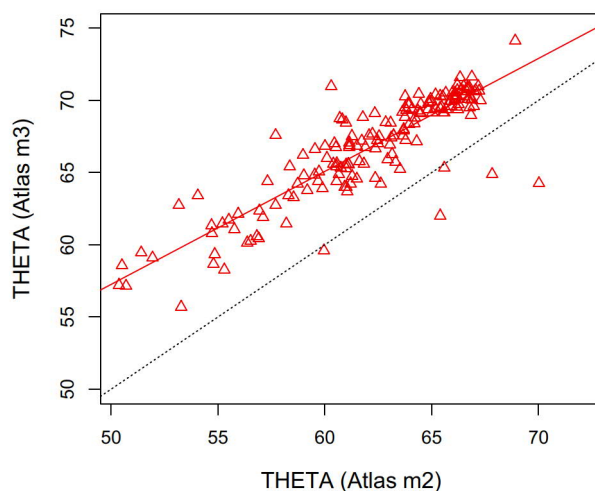
3.2 Časová stabilita indexu

Stabilita indexů Theta a Simpson byla určena na datech, která byla dostupná ve více než jednom časovém období. Jednalo se o Atlasy hnízdního rozšíření ptáků ČR (konkrétně druhé a třetí mapování) a pro Jednotný program sčítání ptáků (roky 2001-2010), přičemž byly studovány vztahy mezi hodnotami indexů vypočítaných v různých letech. V grafech na obrázcích 3.5a a 3.5b jsou vyobrazeny korelační přímky mezi druhým a třetím mapováním Atlasu hnízdního rozšíření ptáků ČR pro oba typy indexů. Podobně v grafech na obrázcích 3.6a a 3.6b jsou vyobrazeny korelace mezi prvním a posledním mapováním z Jednotného programu sčítání ptáků. Ve všech případech byly testy korelace signifikantní s p -hodnotou $P < 0,001$. Stejný trend byl pozorován u korelačních koeficientů při vzájemném párování všech ročních dat z JPSP (tabulka 3.3).

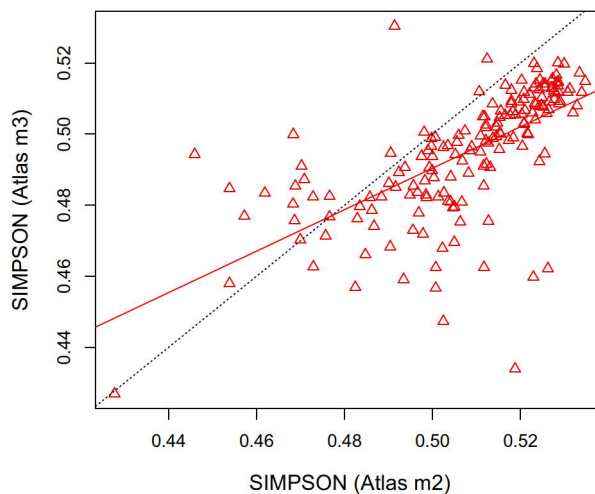
Zajímavé je, že ve všech vyobrazených případech korelace mezi různými lety je patrná nevyrovnaná rozptýlenost hodnot vypočtených indexů některých druhů. Body v pravých horních rozích grafů (obrázky 3.5 a 3.6), které představují generalisty (vysoká hodnota specializačního indexu), jsou druhy více nahuštěny a blíže ke korelační přímce než druhy v opačné části grafu. Specialisté, jejichž hodnota indexu je malá, by měli být v levé dolní části grafu. Jak je ale vidět, moc druhů se tam nenachází. Lze spíše pozorovat fakt, že vybraný druh se v jednom roce

jeví jako specialista (má malou hodnotu indexu), v jiném časovém úseku je jeho hodnota vyšší, než by odpovídalo predikovanému chování podle korelační křivky. Druhy, které by měly být podle definice generalisté, jsou indexem rozpoznatelné. Druhy, které jsou spíše specialisté, index hůře kvantifikuje, a je možné, že index není pro definování vlastní specializovanosti úplně vhodný.

a) THETA

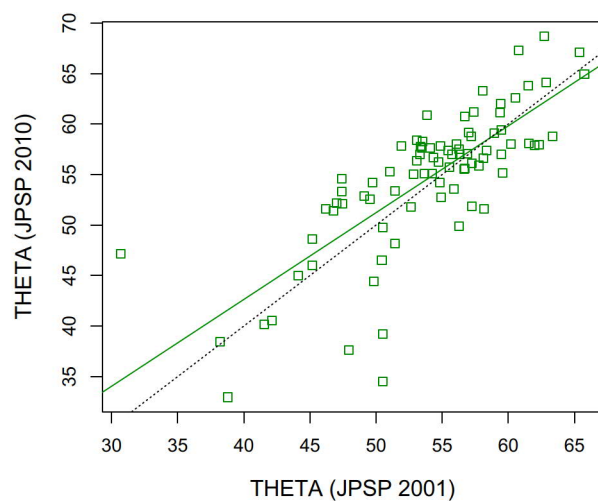


b) SIMPSON

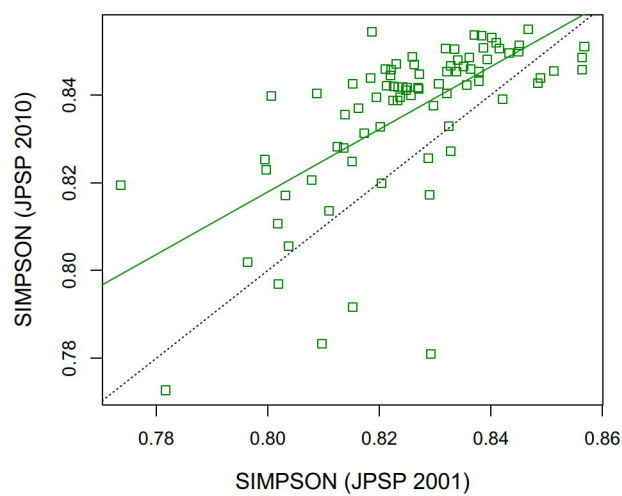


Obrázek 3.5: Korelace mezi druhým a třetím mapováním Atlasu hnízdního rozšíření ptáků ČR pro specializační index a) Theta, b) Simpson. Korelační koeficient je a) $r = 0,879$, b) $r = 0,648$. Výsledky jsou signifikantní při $P < 0,001$.

a) THETA



b) SIMPSON



Obrázek 3.6: Korelace mezi rokem 2001 a 2010 Jednotného programu sčítání ptáků pro specializační index a) Theta, b) Simpson. Korelační koeficient je a) $r = 0,772$, b) $r = 0,650$. Výsledky jsou signifikantní při $P < 0,001$.

Tabulka 3.3: Hodnoty korelačních koeficientů r vypočtenými mezi hodnotami specializačního indexu Theta z různých let Jednotného programu sčítání ptáků. Ve všech případech jsou výsledky signifikantní při $P < 0,001$.

JPSP	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010
2001	1	0,862	0,867	0,746	0,803	0,883	0,873	0,832	0,765	0,81
2002	0,862	1	0,913	0,847	0,842	0,9	0,88	0,866	0,827	0,84
2003	0,867	0,913	1	0,804	0,851	0,868	0,859	0,858	0,812	0,835
2004	0,746	0,847	0,804	1	0,808	0,838	0,829	0,815	0,821	0,814
2005	0,803	0,842	0,851	0,808	1	0,853	0,876	0,898	0,909	0,879
2006	0,883	0,9	0,868	0,838	0,853	1	0,939	0,895	0,858	0,874
2007	0,873	0,88	0,859	0,829	0,876	0,939	1	0,935	0,879	0,91
2008	0,832	0,866	0,858	0,815	0,898	0,895	0,935	1	0,929	0,933
2009	0,765	0,827	0,812	0,821	0,909	0,858	0,879	0,929	1	0,918
2010	0,81	0,84	0,835	0,814	0,879	0,874	0,91	0,933	0,918	1

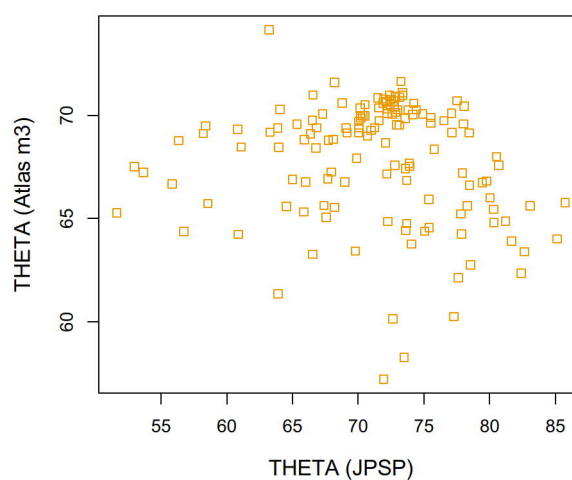
3.3 Prostorová stabilita indexu

Pro odhad robustnosti indexu k velikosti sčítací plochy bylo využito Hnízdního atlasu ptáků Evropy (čtverce o velikosti 50 km x 50 km), dvou Atlasů hnízdního rozšíření ptáků ČR (11,2 km x 12 km) a data z Jednotného programu sčítání ptáků (20 bodů vzdálených alespoň 300 m). Rozdíly mezi těmito prostorovými škálami jsou mnohem markantnější než v článku Vimal & Devictor (2015), ve kterém autoři porovnávali čtvercové plochy o rozměrech 4, 25 a 100 km².

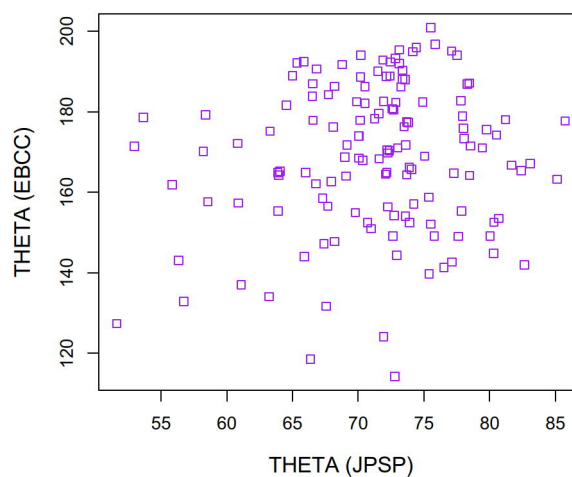
Vypočítané hodnoty indexů specializace Theta a Simpson z výše zmíněných prostorových škál byly porovnány mezi sebou. Pro každý index byly zjištěny hodnoty korelačních koeficientů mezi všemi škálami (respektive body) navzájem.

Výsledky vzájemných korelací pro index Theta jsou v grafech na obrázcích 3.7a–c, kde jsou srovnávány všechny kombinace dat: JPSP a Atlas, Atlas a EBCC, JPSP a EBCC. Stejným způsobem jsou znázorněny výsledky pro index Simpson v grafech na obrázcích 3.8a–c.

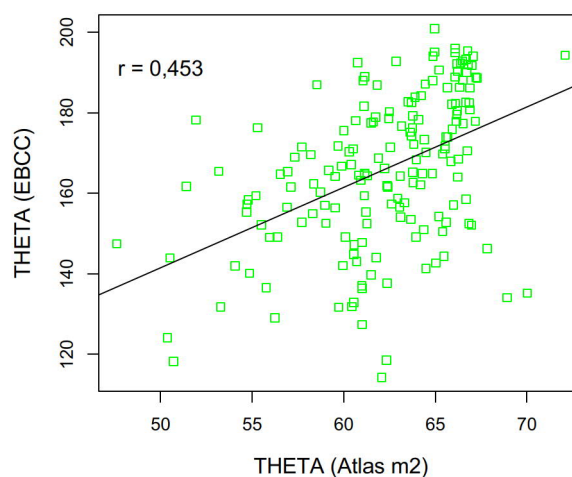
a) JPSP x Atlas m3



b) JPSP x EBCC

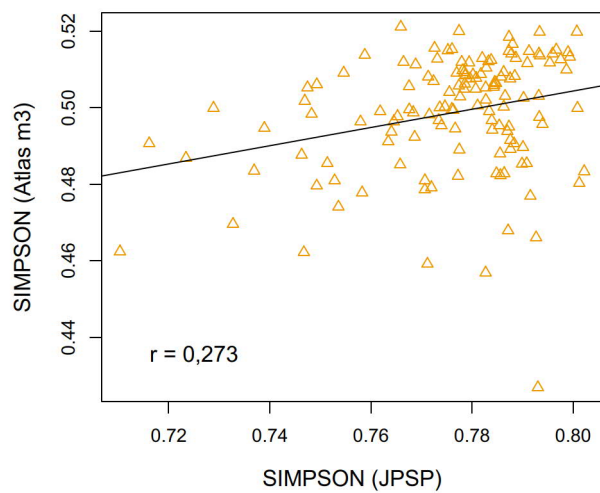


c) Atlas m2 x EBCC

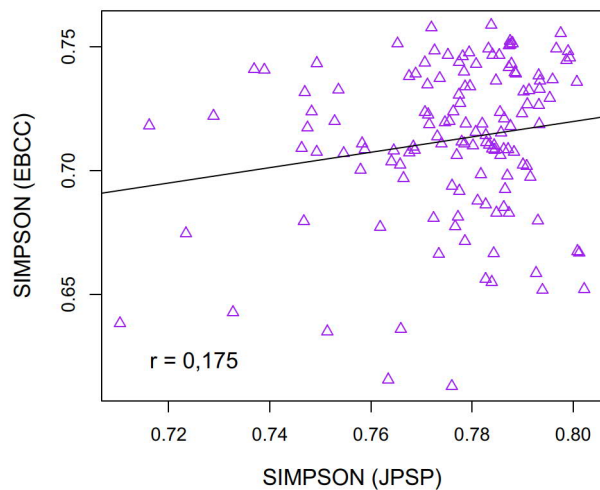


Obrázek 3.7: Korelace specializačního indexu Theta na prostorové škále. Jediná signifikantní korelace mezi Atlasem hnízdního rozšíření ptáků ČR a Hnízdním atlasem ptáků Evropy, kde $r = 0,453$ při $P < 0,001$.

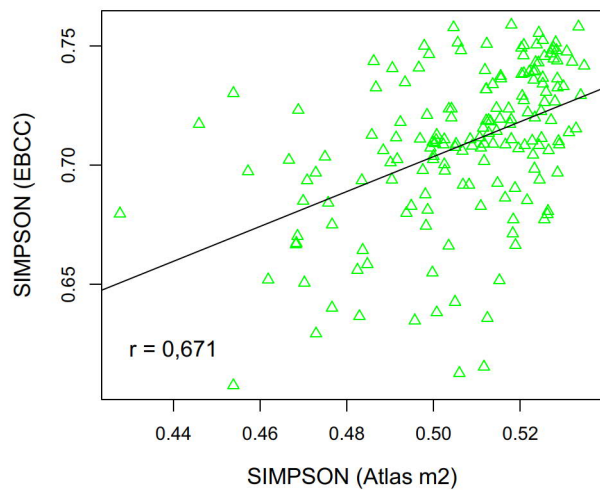
a) JPSP x Atlas m3



b) JPSP x EBCC



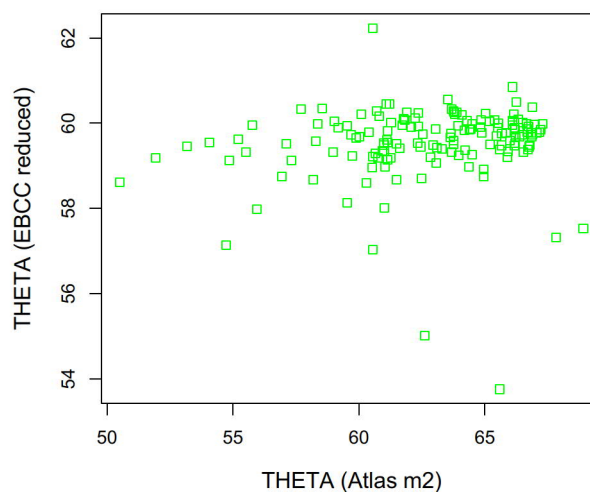
c) Atlas m2 x EBCC



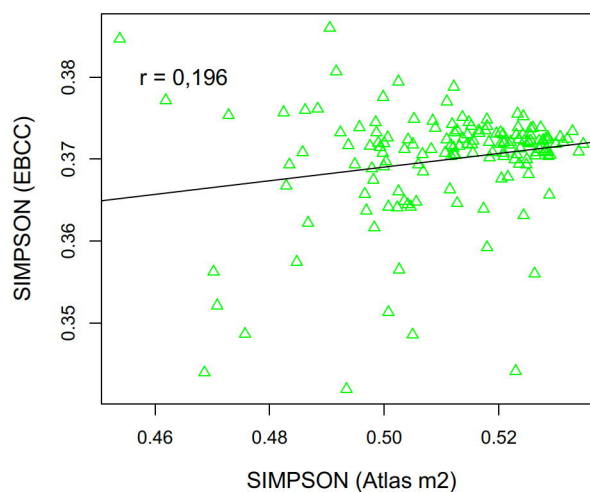
Obrázek 3.8: Korelace specializačního indexu Simpson na prostorové škále. Všechny korelace signifikantní při $P < 0,001$.

Nejsilnější korelace byla nalezena při porovnání prostorových škál Hnízdního atlasu ptáků Evropy a Atlasu hnízdního rozšíření ptáků ČR (tj. 50 km x 50 km vs. 11,2 km x 12 km). V případě Simpsonova indexu měl korelační koeficient hodnotu $r = 0,458$ při $P < 0,001$, pro index Theta $r = 0,453$ při $P < 0,001$. Při porovnání bodové škály JPSP a EBCC byl pro Simpsonův index pozorován slabý vztah ($r = 0,273$ při $P = 0,001$), pro index Theta nebyl prokázán žádný vztah. To samé platí pro porovnání bodové škály s Atlassem hnízdního rozšíření ptáků ČR ($r = 0,175$ při $P = 0,042$).

a) THETA



b) SIMPSON



Obrázek 3.9: Korelace mezi Atlassem hnízdního rozšíření ptáků ČR a Hnízdním atlasem ptáků Evropy prostorově zredukovaným na území České republiky pro index a) Theta a b) Simpson. Korelační index pro Simpsonův index je $r = 0,196$ při $P = 0,016$.

Dále byla data z Hnízdního atlasu ptáků Evropy zredukováána na oblast České republiky, pro niž byly vypočteny indexy a porovnány s hodnotami z Atlasu hnízdního rozšíření ptáků ČR. Výsledky jsou vyneseny v grafech na obrázcích 3.9a a 3.9b. Pro index Simpson byl nalezen slabý vztah $r = 0,196$ při $P = 0,016$, pro index Theta nebyl prokázán žádný vztah.

3.4 Vnitrodruhová stabilita indexu na prostorové škále

Vzhledem k tomu, že se indexy specializace nejeví při změně prostorové škály robustní, podívali jsme se na to, které druhy mají index stabilní a které ne. Každému druhu je přiřazena hodnota daného specializačního indexu na všech prostorových škálách. Stabilitu jsme určovali pro druhy, které se nachází ve všech datasetech. Ty jsme ponechali, čímž se změnilo v rámci kontinua generalista-specialista pouze pořadí podle hodnoty specializačního indexu. Vnitrodruhovou stabilitu lze pak určit podle velikosti hodnoty směrodatné odchylky pořadí.

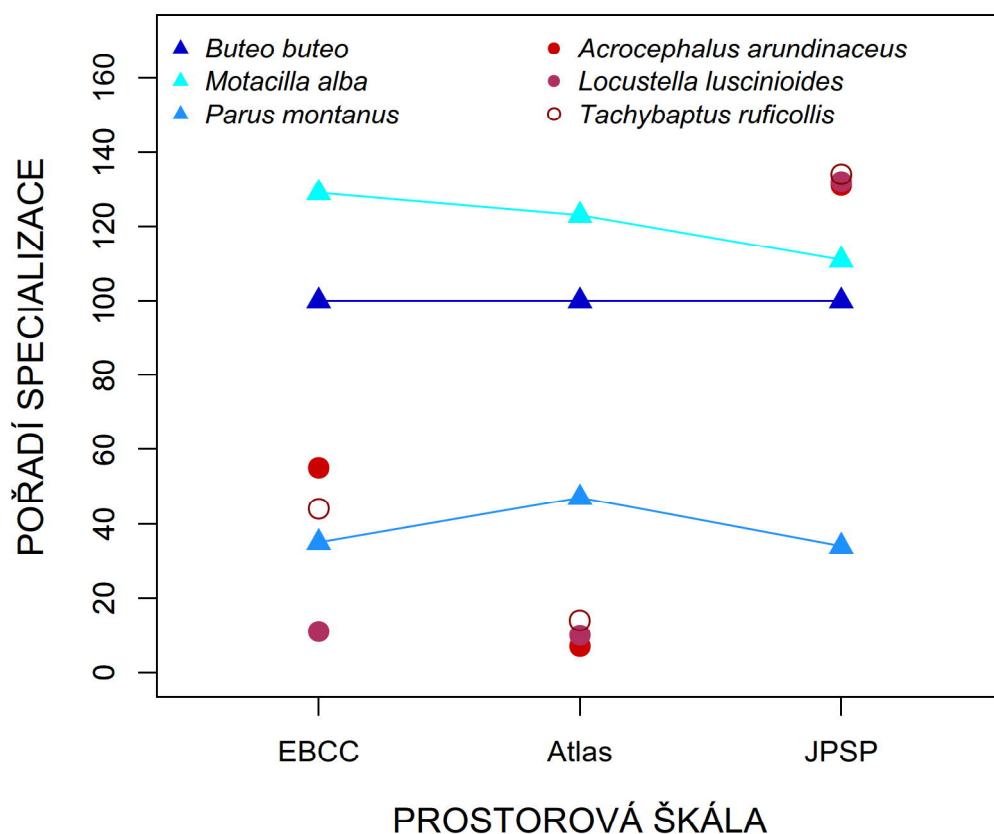
Výsledky stability pro prvních a posledních deset druhů v pořadí dle velikosti směrodatné odchylky jsou v tabulce 3.4. Stabilita indexu byla odhadována pro 135 druhů. Pro každý uvedený druh je vypsána hodnota specializačního indexu Theta pro EBCC, Atlas a JPSP. Dále je uvedeno jejich pořadí dle hodnoty specializačního indexu, první v pořadí značí na škále specialista-generalista největšího specialistu, hodnota 135 v pořadí značí největšího generalistu. Proměnná *sd* značí směrodatnou odchylku v pořadí, druhy jsou podle ní v tabulce seřazeny.

Na obrázku 3.10 jsou výsledky z tabulky 3.4 znázorněny pro 6 druhů. Na vodorovné ose jsou různé prostorové škály, na svislé ose pak pořadí druhu podle hodnoty indexu specializace od specialistů (první) po generalisty (až 135.). Mezi druhy se stabilním chováním indexu patří káně lesní (*Buteo buteo*), konipas bílý (*Motacilla alba*) a sýkora lužní (*Parus montanus*). Druhy s nestabilním indexem jsou například rákosník velký (*Acrocephalus arundinaceus*), cvrčilka slavíková (*Locustella luscinioides*) a potápka malá (*Tachybaptus ruficollis*). Modré trojúhelníky

spojené liniemi značí stabilní druhy, červená kolečka druhy nestabilní. Je vidět, že nestabilita je dána především malými škálami. To je patrné i z tabulky 3.4 pro sloupec pořadí JPSP, neboť hodnota pořadí větší jak 110 pro posledních 8 z 10 druhů je silně v rozporu s hodnotami pořadí v rámci EBCC a Atlasu.

Tabulka 3.4: Vnitrodruhová stabilita druhů vyjádřená jako směrodatná odchylka sd v pořadí hodnoty specializačního indexu Theta na prostorové škále. Uvedeno prvních 10 a posledních 10 druhů podle hodnoty sd . Její malá hodnota vyjadřuje stabilní druhy, velká hodnota pak druhy nestabilní.

	Theta			pořadí			sd
	EBCC	Atlas	JPSP	EBCC	Atlas	JPSP	
<i>Buteo buteo</i>	182.38	70.06	74.91	101	102	100	1.0
<i>Nucifraga caryocatactes</i>	132.86	64.38	56.72	6	17	6	6.3
<i>Parus montanus</i>	156.52	66.92	67.69	35	47	34	7.2
<i>Carduelis spinus</i>	162.62	67.25	67.95	43	51	36	7.5
<i>Alcedo atthis</i>	164.47	68.67	72.07	49	64	64	8.6
<i>Motacilla alba</i>	193.99	70.7	77.52	129	123	111	9.1
<i>Corvus frugilegus</i>	147.21	65.63	67.39	17	34	32	9.2
<i>Phasianus colchicus</i>	164.86	67.16	72.17	51	48	66	9.6
<i>Certhia brachydactyla</i>	147.77	65.54	68.19	18	30	38	10.0
<i>Pernis apivorus</i>	168.74	66.76	68.98	63	43	41	12.1
<i>Circus cyaneus</i>	171.52	62.75	78.54	72	8	121	56.6
<i>Anas strepera</i>	149.07	62.14	77.61	19	6	112	57.8
<i>Motacilla flava</i>	192.46	65.32	65.87	126	28	22	58.3
<i>Aythya ferina</i>	152.53	64.8	80.33	27	22	126	58.6
<i>Podiceps cristatus</i>	166.75	63.91	81.67	58	13	130	59.0
<i>Cygnus olor</i>	144.79	65.44	80.29	16	29	125	59.5
<i>Tachybaptus ruficollis</i>	163.22	64.01	85.13	44	14	134	62.4
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	165.41	62.36	82.39	55	7	131	62.5
<i>Locustella luscinioides</i>	141.95	63.4	82.65	11	10	132	70.1
<i>Carpodacus erythrinus</i>	134.11	74.13	63.22	7	135	13	72.2



Obrázek 3.10: Vnitrodruhová stabilita indexu Theta na prostorové škále pro různé druhy. Modré trojúhelníčky s liniemi značí druhy na prostorové škále stabilní, červená kolečka pak druhy s indexem nestabilním. Nestabilita se projevuje především na malé škále (JPSP).

3.5 Vztah k jiným indexům specializace

Vypočtené hodnoty specializačních indexů Theta a Simpson byly porovnány s jinými specializačními indexy a výsledné hodnoty korelačních koeficientů zapsány do tabulky 3.5. Pro každý typ specializace (potrava, habitat, experti) byla testována korelace s indexy Theta a Simpson, a to na všech třech prostorových škálách: Hnízdním atlasu ptáků Evropy, Atlasu hnízdního rozšíření ptáků ČR a Jednotném programu sčítání ptáků, tedy postupně 50 km x 50 km, 11,2 km x 12 km a 20 bodů vzdálených alespoň 300 m. Pokud jsou v tabulce vypsány hodnoty, jedná se o korelační koeficienty r , u nichž je potom značena míra signifikance pomocí hvězdiček

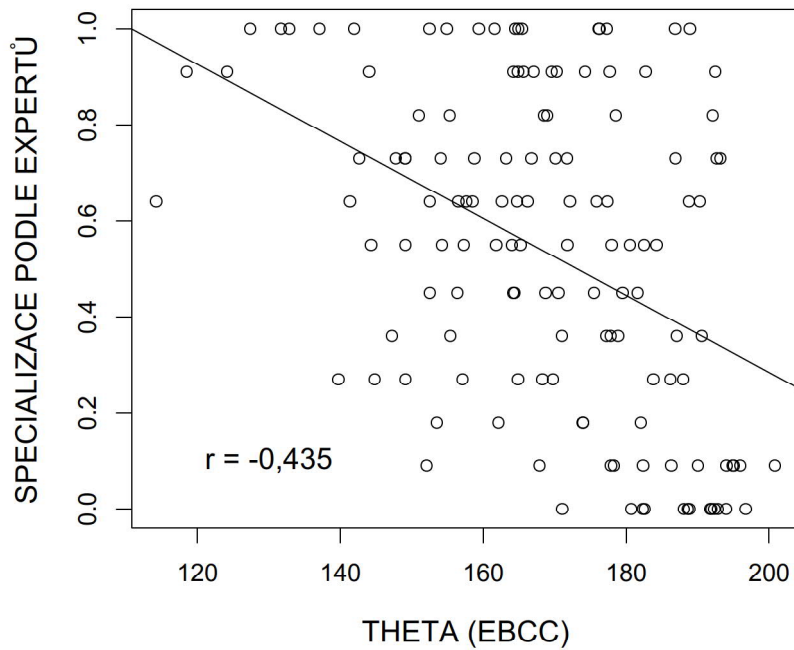
(*). Jedna hvězdička značí p -hodnotu $P < 0,05$, dvě hvězdičky $P < 0,01$ a tři hvězdičky $P < 0,001$. Zkratka *ns* značí neprokázanou korelaci.

Tabulka 3.5: Výsledky vzájemných korelací mezi specializačními indexy Theta a Simpson z různých prostorových škál a specializačních indexů založených na potravě, habitatu a podle expertů. Vypsány jsou hodnoty korelačních koeficientů r spolu se silou signifikance označených hvězdičkou, *ns* značí neprokázanou korelaci. Záporné hodnoty u korelačních koeficientů značí pozitivní závislost.

	Theta			Simpson		
	EBCC	Atlas	JPSP	EBCC	Atlas	JPSP
potrava	ns	ns	ns	ns	ns	ns
habitat	-0,13 *	ns	ns	-0,14 **	ns	-0,18 *
experti	-0,435 ***	-0,546 ***	ns	-0,379 ***	-0,54 ***	-0,41 ***

Ani pro jeden z indexů ze třech prostorových škál nebyla nalezena signifikantní korelace s potravní specializací, u habitatové specializace byly tři ze šesti korelací signifikantní. Nejvíce podpory však získala specializace spočítaná podle názorů expertů, kde pět ze šesti možných korelací bylo vysoce signifikantních ($P < 0,001$). Příklad této závislosti je v grafu na obrázku 3.11, kde je na vodorovné ose vynesena hodnota Theta indexu (malé Theta značí specialistu, vysoké Theta generalistu) a na svislé ose hodnotu specializačního indexu podle expertů. Čím vyšší je jeho hodnota, tím více je druh specializován. Výsledná negativní hodnota korelačního koeficientu $r = -0,436$ tedy značí, že konkrétní druh je podle obou indexů stejně specializován. Tento negativní trend byl pozorován u všech signifikantních korelací z tabulky 3.5. Pokud si závislost vyneseme do grafu (obrázek 3.11), můžeme pozorovat tendenci k tomu, že specialisté podle expertů jsou vesměs podle specializačního indexu Theta jak specialisté, tak generalisté. Zatímco generalisté definovaní podle expertů jsou v případě tohoto indexu opět jenom generalisté.

Výsledky naznačují, že specializační indexy podle prostorových patrností v koexistenci mají blíže k habitatové než k potravní specializaci. Nejedná se ale o vztah pouze k habitatu, spíše se jedná o něco komplexnějšího, zahrnující prostorové podmínky druhů v rámci koexistence.



Obrázek 3.11: Korelace mezi specializací podle expertů a indexem Theta na datech z EBCC. Korelační koeficient $r = -0,436$ při $P < 0,001$. Specializace podle expertů stoupá s hodnotou v rozmezí intervalu (0,1), v případě indexu Theta jsou specialisté s nejnižšími hodnotami, generalisté s nejvyššími.

3.6 Vliv změny okupance

Doteď se obsah diplomové práce zabýval statistikou a interpretací pozorovaných vztahů. Přístup nové specializace byl vypočítán pomocí dvou různých indexů, které se dále porovnávaly na různých prostorových škálách, při časových změnách i s jinými typy specializačních indexů. Pomocí korelačních koeficientů jsme se mohli podívat na to, jak stabilní jsou indexy. Zajímavější, ale komplikovanější část stojí za tím, z jakého důvodu pozorujeme tyto výsledky a co by se o tom z ekologického hlediska dalo říct.

V kapitole 3.2 jsme se zabývali chováním indexů při časové změně. Bylo zjištěno, že indexy jsou vůči této změně do jisté míry robustní, hodnoty korelačních koeficientů byly pro Atlasy hnízdního rozšíření ptáků ČR i Jednotný program sčítání ptáků vysoké. Pozorované odchylky od korelačních křivek grafů na obrázcích 3.5a, 3.5b, 3.6a a 3.6b mohou vyjadřovat posun ve specializaci. Pokud se skutečně

specializovanost konkrétního druhu mění, bude vyjádřena posunem hodnoty v gradientu specialista/generalista.

Pokud je u některého druhu pozorován výrazný pokles v počtu okupancí, čili druh mezi dvěma obdobími ubývá, zajímalo by nás, jaká místa v rámci specializovanosti opouští. Jestliže klesá okupance, výpočet indexu specializace a jeho randomizace bude z menšího množství čtverců než v předchozím sčítání. I když není vztah mezi hodnotou indexu a počtem čtverců lineární (3.2b a 3.2a), při menším počtu sčítacích čtverců je větší pravděpodobnost, že druh bude specialista. Předpokládáme, že změna v okupanci souvisí se změnou ve specializovanosti. Nás zajímá, zda-li je pokles indexu specializace extrémnější než by způsobila náhoda. Pokud by u některého druhu například i přes významný pokles okupance byl index větší než náhoda, pak by skutečně opouštěl extrémnější místa.

Pro testování této hypotézy vybíráme tedy druhy, které jsou zároveň v obou porovnávaných mapováních. Abychom nebyli zatíženi chybou jinak velkých datasetů, využijeme stejná data, tedy pouze druhy, které se nachází v obou sčítáních. V rámci Atlasu hnízdního rozšíření ptáků se jedná o 196 druhů zaznamenaných na 628 čtvercích. Z tohoto zúženého výběru vypočítáme nové specializační indexy druhů.

Pro tuto hypotézu je nejjednodušší vybrat druhy, jejichž počet okupovaných čtverců během časové změny poklesl. Pak můžeme testovat, zda-li druh ubývá z extrémnějších míst než by způsobila náhoda. Pro konkrétní druh, který ubývá, náhodně zredukujeme počet okupovaných čtverců z mapování m_2 na počet okupovaných čtverců mapování m_3 . Tento přístup náhodného snížení jsme aplikovali 100 krát, jehož výsledkem bylo 100 nových hodnot specializačního indexu vypočítaných na mapování m_2 s počtem okupovaných čtverců mapování m_3 . Z těchto hodnot byl spočítán 95% konfidenční interval ($\alpha = 0,05$). Nás poté zajímalo, jestli hodnota specializačního indexu z mapování m_3 do něho spadá.

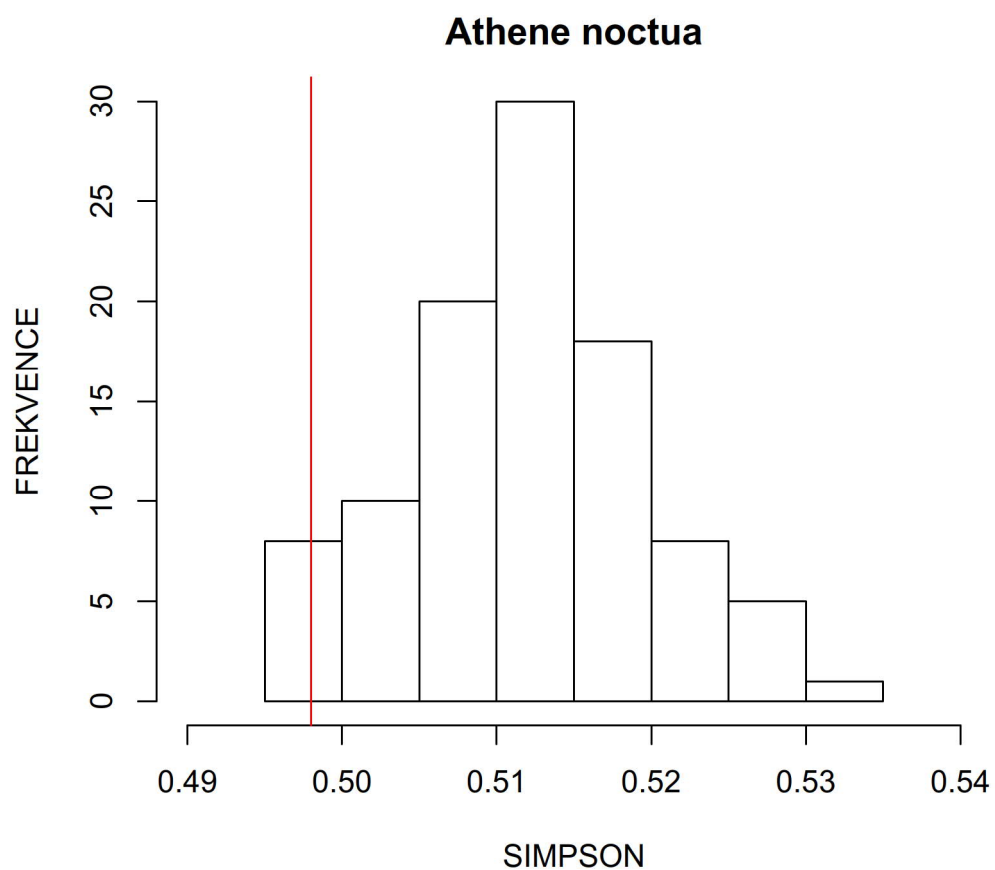
Bylo nalezeno 27 druhů (tabulka 3.6), u nichž byl zaznamenán výraznější pokles počtu okupovaných čtverců (#čtverce) mezi druhým m_2 a třetím m_3 mapováním (o 10 a více čtverců). V tabulce 3.6 je tento rozdíl značen *diff*. Pro tyto

Tabulka 3.6: Druhy s poklesem počtu (o *diff*) okupovaných čtverců mezi mapováními *m2* a *m3* Atlasu hnízdního rozšíření ptáků. Hodnota indexu podle Simpsona z *m3* žádného druhu nespadá do konfidenčního intervalu *KI*.

	#čtverce			#koex		Simpson			
	m2	m3	diff	m2	m3	m2	m3	KI	
<i>Accipiter gentilis</i>	577	563	14	195	195	0.522	0.503	0.525	0.527
<i>Anas clypeata</i>	134	123	11	191	191	0.464	0.477	0.467	0.468
<i>Anas crecca</i>	240	200	40	191	192	0.494	0.474	0.490	0.492
<i>Athene noctua</i>	428	168	260	195	194	0.511	0.498	0.510	0.513
<i>Aythya ferina</i>	388	354	34	193	193	0.491	0.480	0.494	0.495
<i>Caprimulgus europaeus</i>	145	91	54	192	190	0.499	0.445	0.498	0.502
<i>Corvus corone cornix</i>	520	492	28	195	195	0.520	0.502	0.517	0.518
<i>Corvus frugilegus</i>	85	71	14	189	189	0.479	0.456	0.481	0.484
<i>Corvus monedula</i>	400	285	115	194	194	0.506	0.474	0.507	0.509
<i>Galerida cristata</i>	279	120	159	194	190	0.506	0.478	0.501	0.505
<i>Gallinago gallinago</i>	307	240	67	195	195	0.501	0.483	0.504	0.506
<i>Chlidonias niger</i>	66	48	18	186	185	0.467	0.454	0.469	0.472
<i>Larus ridibundus</i>	332	287	45	193	193	0.497	0.480	0.498	0.499
<i>Limosa limosa</i>	44	24	20	184	183	0.453	0.438	0.453	0.459
<i>Oenanthe oenanthe</i>	197	127	70	195	195	0.518	0.512	0.514	0.517
<i>Passer montanus</i>	605	592	13	195	194	0.526	0.496	0.523	0.525
<i>Perdix perdix</i>	530	492	38	194	194	0.523	0.498	0.517	0.518
<i>Phasianus colchicus</i>	584	559	25	194	195	0.524	0.498	0.520	0.521
<i>Podiceps cristatus</i>	375	358	17	193	194	0.498	0.485	0.498	0.499
<i>Podiceps nigricollis</i>	219	142	77	191	192	0.480	0.465	0.479	0.481
<i>Remiz pendulinus</i>	295	272	23	192	192	0.494	0.474	0.494	0.495
<i>Riparia riparia</i>	246	194	52	191	190	0.489	0.473	0.487	0.489
<i>Saxicola rubetra</i>	543	525	18	195	195	0.516	0.507	0.520	0.521
<i>Tetrao tetrix</i>	95	62	33	185	177	0.523	0.455	0.519	0.524
<i>Tetrao urogallus</i>	42	31	11	171	167	0.489	0.523	0.486	0.490
<i>Tyto alba</i>	313	240	73	193	189	0.505	0.486	0.506	0.508
<i>Vanellus vanellus</i>	563	511	52	195	195	0.529	0.496	0.523	0.525

druhy byly znovu vypočteny hodnoty specializačního index Simpson dle metody v kapitole 1.2.2 pro druhé (*m2*) a třetí mapování (*m3*). Redukcí druhého mapování byl vypočten konfidenční interval (*KI*).

Ani pro jeden testovaný druh hodnota specializačního indexu Simpson pro třetí mapování *m3* (tučně) nespádala do konfidenčního intervalu. Na obrázku 3.12 je histogram takto vypočtených hodnot specializačního indexu Simpson pro sýčka obecného (*Athene noctua*) při redukci počtu okupancí druhého mapování podle náhodného výběru. Svislou čarou je zde znázorněna hodnota reálného specializačního indexu pro třetí mapování.



Obrázek 3.12: Histogram hodnot indexu Simpson pro sýčka obecného (*Athene noctua*) při náhodné redukci počtu okupancí druhého mapování na velikost počtu okupancí druhého mapování Atlasu hnízdního rozšíření ptáků ČR. Svislá čára indikuje hodnotu reálného specializačního indexu pro třetí mapování.

4 Diskuze

I přes nepřeberné množství způsobů jak definovat a měřit ekologickou specializaci druhů (Devictor et al. 2010), neexistuje pro její kvantifikaci jednotná nejlepší metoda. Nově navržená metoda definování specializace druhů podle koexistujícího společenstva (Fridley et al. 2007) umožňuje rozšířit spektrum přístupů a podívat se na specializovanost druhů z jiného úhlu pohledu. Ačkoliv byla vymyšlena jako nový přístup k měření habitatové specializace, explicitně nedefinuje pojem habitat. Nespornou výhodou této metody je její jednoduchost. Pouze s údaji o výskytu druhů se snažíme kvantifikovat něco tak komplexního, jako je ekologická specializace definovaná šířkou ekologické niky (Colwell & Futuyma 1971). Randomizace ve výpočtu zajišťuje, že druhy různě zastoupené v datasetu mají ve výpočtu stejnou váhu. Potvrdili jsme, že velikost počtu randomizačních čtverců neovlivňuje výsledné hodnoty indexu (graf na obrázku 3.1). Hodnoty vypočteného indexu specializace daného druhu je pak nutné vztáhnout k hodnotám indexu ostatních druhů daného datasetu, nelze je porovnávat v rámci různých souborů dat (rozdíly v hodnotách pro různá data i indexy lze pozorovat v grafu na obrázku 3.3). Výsledkem toho přístupu je kontinuum druhů od generalistů po specialisty podle hodnoty specializačního indexu.

Přístup k definování specializace druhu pomocí koexistujícího společenstva je relativně nový, není tedy ještě zcela prozkoumán. Většina dostupné literatury (kapitola 1.2.3) se věnuje testování metody na rostlinných společenstvech. Tato práce by měla být podle našich znalostí první, která zkoumá koexistenční přístup k měření specializace u ptačích druhů, a jedna z mála, která se věnuje tomuto tématu u živočichů.

Rozdíl mezi rostlinami a živočichy, a i mezi odlišnými živočišnými skupinami, může hrát roli v interpretaci výsledků tohoto přístupu. Dostupná data ve formě prezence/absence mají své limity (Graham et al. 2004), problémy mohou nastat při

nevhodné velikosti použitých prostorových škál (sčítacích ploch) pro daný typ organismů. Vhodná škála by měla být volena podle ekologie studovaného organismu (Pearce & Boyce 2005), přičemž hnízdní atlasy jsou tvořeny propracovanou po léta stejnou metodikou (Česká společnost ornitologická 2015). Mají tak výhodu oproti herbářům, které jsou často kompletovány z více zdrojů a kde není zcela jasné, kolik bylo sčítání věnováno úsilí (Pearce & Boyce 2005).

Pro kvantifikaci specializace byly vybrány dva indexy: Theta a Simpson. Zatímco index Theta vyjadřuje zejména počet druhů ve společenstvu, Simpsonův index rozdíly mezi těmito společenstvy. Jejich vzájemná korelace vyšla signifikantní, hodnoty korelačních koeficientů s menší škálou klesají (postupně $r = 0,901$; $0,671$; $0,625$). Největší hodnota vyšla pro data z EBCC se škálami 50 km x 50 km.

Nejzásadnějším krokem je právě volba správného odhadu druhového obratu, který by charakterizoval změnu společenstva kolem daného druhu (Boulangeat et al. 2012). Theta index se jeví jako závislý na druhové bohatosti jednotlivých ploch (Zelený 2008), zatímco multipárový Simpsonův index je vůči tomu robustní (Manthey & Fridley 2009). Ten však nemusí být nejlepší metrikou specializace, neboť vyjadřuje pouze čistý druhový obrat a pomíjí část diverzity tvořenou podmnožinami společenstev (tzv. nestedness, Baselga 2010). Vhodně vybraný index specializace musí dobře vyjadřovat míru druhové diverzity, aniž by výsledné hodnoty byly ovlivněny typem vstupních dat. Názory na volbu nejlepšího indexu nejsou v literatuře prozatím konzistentní. Testovány byly již různé typy indexů: aditivní Theta (Rannap et al. 2009, Abadie et al. 2011), multiplikativní β diverzita (Fajmonová et al. 2013, Šilc et al. 2014, Marinšek et al. 2015), multipárový Simpsonův (Vimal & Devictor 2015) a Jaccardův (Carboni et al. 2016) index podobnosti nebo Raova formule pro entropii (Boulangeat et al. 2012).

Síla korelace mezi indexy Theta a Simpson nám vyšla pro ptačí společenstva vyšší než v případě rostlin ($r = 0,41$; Mobaied et al. 2015), u kterých byla prokázána korelace i s indexem vyjádřeným pomocí multiplikativní β diverzity. Důležitým rozdílem mezi výsledky pro ptáky a rostliny může být i to, že v případě

hnízdních atlasů jsou použity sčítací plochy o stejné velikosti, zatímco rostlinná data bývají často v tomto smyslu nehomogenní (Pearce & Boyce 2005).

Testování stability indexů Theta a Simpson na prostorových škálách ukázalo, že nejmenší prostorová škála (JPSP) má největší varianci mezi oběma indexy (graf na obrázku 3.4c). Slabší korelace v rámci JPSP byla pozorována i při porovnávání časové stability obou indexů než pro větší škálu Atlasu. Rozdíly mezi těmito indexy mohou být znatelné při různém prostorovém rozlišení. Vzhledem k tomu, že Simpsonův index porovnává rozdílnost mezi plochami, je možné, že větší korelace u velkých prostorových škál než u Theta indexu (který závisí především na γ diverzitě) souvisí právě s velkým rozdílem ve společenstvu mezi těmito různě velkými plochami.

Rozdíly ve výsledcích mezi ptáky a rostlinami jsou do jisté míry ovlivněny velikostí prostorové škály. Velikosti prostorové škály a jejímu vlivu na různé ekologické aspekty se věnuje velké množství prací, zejména při studování druhové diverzity (He et al. 2006), modelování druhového rozšíření (Guisan & Hofer 2003, Guisan et al. 2007) nebo zkoumání vztahu mezi okupancí a abundancí (Steenweg et al. 2018). Volba škály ovlivňuje i specializaci, kdy se druhy mohou jevit jako lokální specialisté, na větší škále jako generalisté (Slatyer et al. 2013).

Autoři Pearson & Dawson (2003) rozlišují v Evropě různé úrovně prostorové škály, na kterých se dějí odlišné procesy, a to nezávisle na typu organismu. Podle nich je rozšíření druhu být primárně určeno: (1) klimatickými podmínkami při velkých prostorových škálách (rozlišení kolem 50 km²), (2) typem prostředí při menším rozlišení (5 km²), (3) biotickými interakcemi (např. kompetice, parasitismus) při ještě menších škálách (1 km²). Podle jiných autorů (Guisan & Thuiller 2005) může být však mezidruhová kompetice detekována při takové velikosti škály, při které organismy spolu interagují a kompetují o ty samé zdroje (pro různé druhy odlišná škála). Proto rozlišují při modelování druhového rozšíření mezi dvěma rozdílnými typy druhů: mobilními a přisedlými. Při odhadu rozšíření u mobilních druhů doporučují použití větší prostorové škály, protože větší plochy pravděpodobně zahrnují všechny typy habitatů vyjadřujících požadavky druhu pro shánění

potravy, rozmnožování nebo hnízdění. U těchto druhů je ale obtížné rozlišit skutečnou absenci na sčítacích plochách. To, že druh nebyl na dané ploše detekován, neznamená, že tam není. Jeho skutečná absence je pak dána z historických důvodů nebo protože to místo (habitat) pro něj není vhodné (Hirzel et al. 2002). Vzhledem k vysoké mobilitě některých druhů existuje vždy jistá míra stochasticity v jejich distribuci rozšíření, proto mohou být i místa s vhodnými podmínkami jimi neokupována (Mackey & Lindenmayer 2001). U přisedlých, málo pohyblivých druhů je pozorovaná absence druhu pravděpodobnější (Guisan & Thuiller 2005), zároveň je jednodušší i popsat prostředí, které tyto druhy obývají (Elith & Leathwick 2009).

Existuje několik hypotéz vysvětlujících, co kontroluje rozšíření a abundanci druhů: klimatické podmínky, náhodná disperze, druhová interakce a habitat (McGill 2010). Síla takového faktoru je závislá na velikosti škály. Bylo pozorováno, že na kontinentální škále (600 km) jsou ptáci ještě ovlivněni makroklimatickými a historickými podmínkami (Brändle & Brandl 2008), na regionální škále (60 km) hrají roli již ekologické faktory. Mezidruhová kompetice (Connell 1961, Durrett & Levin 1998) silně ovlivňuje prostorové rozšíření kompetujících druhů na malých škálách (Chesson 2000, Russell et al. 2006). Má silný vliv nejen na distribuci ptáků na menších ostrovech (Crowell 1962, Schluter & Grant 1982), ale i na pevnině. Na ptačím společenstvu Dánska se ukázalo, že mezidruhově interakce kontrolují jejich distribuci a vliv kompetice na strukturu společenstva je rozeznatelný i na velkých škálách (Gotelli et al. 2010). Prostorová škála může hrát roli i při reakci společenstva (mobility ptáků) na změnu rozšíření potravního zdroje (Breitbach et al. 2010).

Z těchto důvodů se jeví použití sčítacích ploch v hodnotách desítek kilometrů u ptáků pro určení specializace jako dostatečné. Ptáci jsou velice mobilní živočichové, malé bodové škály vyjadřují zejména interakce.

Pozorovaná nestabilita indexů vzhledem k prostorové škále je ovlivněna některými druhy, u nichž pořadí v rámci kontinua generalista/specialista má větší varianci mezi všemi třemi prostorovými škálami. Tato nestabilita se projevuje především na menší bodové škále, přičemž pozorované druhy jsou spojené s vodním

prostředím (tabulka 3.1). To může vyjadřovat horší schopnost malé bodové škály kvantifikovat vodní prostředí jako habitat. Pro určení habitatu je v případě vodních ptáků s širokou distribucí potřeba zahrnout charakteristiky krajiny než malé plochy (Naugle et al. 1999). Společenstva vodních ptáků závislých na vodních prostředích jsou citlivá na hloubku vody (Colwell & Taft 2000), typ vegetace (Naugle et al. 2009), ale především na velikost vodní plochy (Brown & Dinsmore 1986). Různé mokřady jsou habitatovým ostrovem v zemědělské krajině (Brown & Dinsmore 1986), což může přispívat k menšímu počtu druhů způsobenému malou velikostí vodní plochy (Fairbairn & Dinsmore 2001, Craig 2008). Mokřadní ptáci se rozdělují na dvě kategorie (Aynalem & Bekele 2008): specialisty, kteří v nich hnízdí a žijí, a jsou závislí na vodním prostředí, a generalisty, kteří často mokřady navštěvují, ale lze je pozorovat i v jiných habitatech. Specializace na vodní prostředí může být navíc výhodná pouze krátkodobě, ptáci přílivových bažin vykazují časově negativní trend ve velikosti populace (Correll et al. 2016). Dalším problémem je podhodnocení pokrytí vodních oblastí při sčítání, a tak nejsou tyto vzorky často reprezentativní (Reif 2013).

Na rozdíl od práce autorů Vimal & Devictor (2015) se nám nepodařilo potvrdit, že specialisté se nacházejí v druhově bohatších společenstvech. V případě obou indexů s rostoucím počtem koexistujících druhů roste i hodnota indexu, tedy generalizovanost druhu (grafy na obrázcích 3.2a a 3.2b).

Vztah mezi specializací a okupancí není tak jednoznačný (grafy na obrázcích 3.2a a 3.2b), specialisté mají malé množství okupancí, generalisté jsou pak druhy s celou škálou různého počtu okupovaných ploch. Generalisté podle indexu Theta z dat Hnízdního atlasu ptáků Evropy měli záznamy o okupanci až na 2000 sčítacích čtvercích, zatímco specialisté v jednotkách desítek čtverců. Na prvním a osmém místě v pořadí jako největší generalisté byli v tomto případě vyhodnoceni orel skalní (*Aquila chrysaetos*) a sokol stěhovavý (*Falco peregrinus*). Tyto druhy byly zaznamenány průměrně na třikrát menším počtu sčítacích ploch než jakýkoliv z ostatních prvních deseti generalistů. To může být vysvětleno velkou mobilitou takto velkých ptáků, protože druhy o větší velikosti těla mají větší letové vzdálenosti (Blumstein 2006), což souvisí s obecným vztahem mezi velikostí

těla a velikosti areálu rozšíření (Gaston & Blackburn 1996). Specialisté jsou zase spíše druhy z extrémnějších prostředí, například jako jeden z největších specialistů nám vyšla čečetka bělavá (*Carduelis hornemanni*), druh obývající tundru severní polokoule, nebo břehouš rudý (*Limosa lapponica*) hnízdící v arktických oblastech tundry Starého Světa.

Okupance použitá pro určení specializace je pouze hrubou náhradou za distribuci jedinců, i když je bezpochyby funkcí počtu jedinců přes všechny plochy (Magurran & McGill 2011). Okupance je úzce spjata s abundancí, přičemž jejich pozitivnímu vztahu je v literatuře věnováno mnoho pozornosti (Gaston et al. 2000), především s motivací odhadovat abundanci druhu z jednodušších dat míry okupance (Ward et al. 1986) pro účely ochrany přírody při určování velikostí populací (Figueiredo & Grelle 2009). Zjednodušením tohoto vztahu můžeme při nahrazení průměrné hustoty obsazenosti velikostí plochy (Magurran & McGill 2011) dostat vztah mezi okupancí a velikostí plochy. V případě většího rozlišení má okupance tendenci k saturaci, se zvyšující se velikostí plochy se celkový počet okupovaných ploch ustaluje (Magurran & McGill 2011).

Již Brown (1984) postuloval, že využitím většího množství zdrojů, které povedou lokálně k vyšším hustotám abundance, bude druh schopný obsadit více míst a bude tak více rozšířený. To povede k pozitivní korelaci mezi šířkou niky a geografickou velikostí areálu (Slatyer et al. 2013). Pozitivní vztah mezi ekologickou nikou a velikostí areálu se jeví jako stabilní nezávisle na taxonomickém rozdělení druhů (pro ptáky (Reif et al. 2016), primáty (Lehman 2004), vážky (McCauley et al. 2014)), přičemž nejlepším ukazatelem je habitat, zatímco v případě potravy je pozorován slabý vztah (Slatyer et al. 2013). Testováním korelace mezi habitatovou specializací a různými traity u Evropských ptáků byla zjištěna silná korelace mezi habitatovou specializací a areálem hnízdní okupance, mimo jiné i vztah habitatové k potravní specializaci (Reif et al. 2016). Kromě šířky niky byla snaha vysvětlit různé velikosti geografických areálů disperzními schopnostmi (Arribas et al. 2011) nebo evolučním časem (Webb & Gaston 2000).

Index specializace se jeví jako stabilní vůči časové změně, což bylo testováno na datech z Jednotného programu sčítání ptáků a Atlasu hnízdního rozšíření ptáků ČR. Zároveň však byla pozorována zvýšená variance v odhadu specialistů. Ta může být výsledkem variance abundance daného druhu, která reflektuje do jaké míry splňují plochy jeho nároky (Brown et al. 1995). Vzhledem k tomu, že jsou specialisté náchylnější k disturbancím a fragmentaci prostředí (Devictor et al. 2008), může velká variance odpovídat změně prostředí a společenstva na daných plochách. Větší varianci od korelačních přímek u specialistů lze pozorovat i v jiných grafech, například v případě korelace obou indexů (grafy na obrázcích 3.4a a 3.4b). Důvodem problému při odhadu jejich specializace může být právě malý počet sčítacích čtverců, neboť v tomto případě se zvyšuje pravděpodobnost duplikace výpočtu na stejném náhodném výběru randomizačních čtverců. Zároveň však randomizace eliminuje efekt náhodných okupancí, který by zvyšovaly varianci hodnoty indexu. Je těžké popsat skutečný důvod, zatím se však jeví jako charakteristika dané metodiky.

Zajímavé je, že odhady specializace podle koexistenčních patrností ve většině případů korelují s indexy habitatové specializace založenými na znalosti expertů (tabulka 3.5). Klasický přístup habitatové specializace několika kategorií s naším přístupem nekoreluje, neboť zařazuje druhy do kategorií habitatu/biotopu bez kontextu k ostatním organismům. Je možné, že názory expertů na habitat svým způsobem zahrnují i znalosti o společenstvu daného druhu, protože jsou si jednoduše vědomi, že habitat a jeho společenstvo spolu souvisí. Profesionálové v oboru dokáží svojí intuicí odhadnout, zda-li je daný habitat vhodný pro konkrétní druh a klasifikovat ho. Přesto i v tomto případě jsou zde vidět nejasnosti týkající se definice specialistů. Lze pozorovat trend, že některé druhy, které koexistují s mnoha jinými, jsou podle expertů větší specialisté než bychom jim naší metodou přisuzovali. Velké sčítací plochy mohou nadhodnocovat míru generalizace, protože na větších plochách je jednoduše více druhů, které spolu koexistují (Connor & McCoy 1979, Palmer & White 1994). Druhovía diverzita ptáků roste s velikostí (Kim et al. 2007) i diverzitou habitatů (Recher 1969). Vzhledem k tomu, že velikost teritorií ptáků bývá v jednotkách až desítkách akrů (průměrně tedy sčítací čtverec

s hranou o velikosti kolem 100 m) (Schoener 1968), nemusí se druhy na našich velkých škálách teoreticky ani potkat. Větší hodnota korelačního koeficientu byla pozorována pro Atlas hnízdního rozšíření ptáků než pro data z Hnízdního atlasu ptáků Evropy, to může vypovídat o tom, že pro definici míry specializace většiny druhů už je škála 50 km x 50 km příliš velká. Pokud bychom měli menší plochy (ale větší jak bodové), je možné, že by index specializace podle koexistenčních partiturností byl již schopen dostatečně reflektovat informaci o rozšíření druhů v rámci jejich habitatu podle koexistujícího společenstva.

Testování poklesu odhadu specializace se změnou okupance naznačuje, že hodnoty specializačního indexu vypočteného z třetího mapování jsou mnohem extrémnější než by způsobila náhoda. Hodnota indexu specializace druhu, jehož míra okupance klesá, je mnohem menší (všechny druhy z tabulky 3.6 kromě lžičáka pestrého (*Anas clypeata*), jehož hodnota je vyšší) než by se dalo předpokládat. Je tedy možné, že tyto druhy opouštějí plochy, které jsou charakterizovány heterogenním prostředím, kde lze nalézt spoustu druhů, a stahují se do oblastí výrazně podobnějších. Druhy tedy opouštějí plochy složené z více odlišných společenstev. Pokles abundance (a tedy i okupance) koreluje s poklesem míry vhodného habitatu (Burgess et al. 2015), přičemž ptáci jsou nejvíce ohroženi fragmentací (Andrén 1994) a ztrátou vhodného habitatu (Owens & Bennett 2000). Vliv na okupanci má i hluk způsobený antropogenní činností, okupance ptáků na hlučnějších místech je nižší (Goodwin & Shriver 2010).

Je trošku s podivem, že žádná hodnota indexu z třetího mapování ($m\mathcal{J}$) nespadá do konfidenčního intervalu. Je možné, že nelze odlišit pokles hodnoty indexu specializace od ostatních druhů, protože hodnota tohoto indexu je určena společenstvem, který se také mění. Přesto se jedná o zajímavý pokus, jak sledovat změnu společenstva druhů kolem ustupujících druhů.

5 Závěr

Tato práce byla zaměřena na výpočet míry specializace ptáků podle metody koexistenčních patrností. Cílem bylo prozkoumat vhodnost této kvantifikace specializace na datech o hnízdním rozšíření ptáků.

Komplexnost metody se jeví ve výběru správného indexu. Pro výpočet míry specializace byly vybrány indexy Theta a multipárový Simpson, u kterých jsme prokázali, že spolu korelují. Síla korelace přitom klesá s klesající velikostí prostorové škály.

Bylo zjištěno, že druhy, které jsou podle metodiky generalizovanější, se vyskytují s více druhy než specialisté. Závislost na počtu okupovaných ploch není jednoznačná, specialisté jsou druhy vzácné, generalisté jsou ale také druhy s malou okupací.

Při hodnocení stability indexů při změně prostorové škály vyšla korelace mezi většími škálami silnější než mezi menšími. Malé bodové plochy se jeví jako nevhodné pro určení specializace ptáků, neboť nejsou schopny zahrnout nic většího než mezidruhovou interakci. Problém s nestabilitou při takto malé škále byl pozorován především u druhů vázaných na vodní prostředí, které je samo o sobě často v metodice sčítání podhodnoceno.

Index specializace se do jisté míry jeví jako stabilní v čase, více na větších prostorových škálách. Specialisté mají obecně v této metodě výpočtu specializačního indexu vysokou varianci, která může být ovlivněna vlastní metodikou při malém počtu okupovaných míst. Indexy specializace korelují s indexem vypočteným pomocí expertů, nekorelují však překvapivě s klasickým přístupem kategoriální habitatové specializace.

Vztahu mezi změnou okupance a změnou míry specializace naznačuje, že se všechny studované druhy až na jednu výjimku při poklesu okupance stahují do podobnějších společenstev, opouštějí tedy odlišnější, pro ně méně optimální plochy.

I když je stabilita indexu závislá na prostorové škále, jedná o velice zajímavou metodiku, která si vzhledem ke své jednoduchosti zaslouží pozornost. Při vhodné velikosti prostorové škály pro daný typ organismů může dobře doplňovat jiné míry habitatové specializace a může nám dát informace o změně specializace společenstva v čase i prostoru.

Seznam symbolů a zkratek

α	alfa diverzita
β	beta diverzita
γ	gama diverzita
D	počet všech typů potravy
d	počet využívaných typů potravy
EBCC	Evropský hnízdní atlas ptáků
H	počet všech habitatů
h	počet obsazených habitatů
JPSP	Jednotný program sčítání ptáků
k	počet randomizací
KI	konfidenční interval
m	počet okupovaných čtverců
m1, m2, m3	první, druhé, třetí mapování Atlasu hnízdního rozšíření ptáků ČR
n	počet randomizačních čtverců
ns	nesignifikantní
P	p-hodnota
r	korelační koeficient
sd	směrodatná odchylka
SSI	species specialization index

Literatura

- Abadie, J.-C., Machon, N., Muratet, A. & Porcher, E. (2011), Landscape disturbance causes small-scale functional homogenization, but limited taxonomic homogenization, in plant communities, *Journal of Ecology* 99(5), 1134–1142.
- Andrén, H. (1994), Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: A review, *Oikos* 71(3), 355–366.
- Arita, H. T., Christen, J. A., Rodríguez, P. & Soberón, J. (2008), Species diversity and distribution in presence-absence matrices: Mathematical relationships and biological implications., *The American Naturalist* 172(4), 519–532.
- Arribas, P., Velasco, J., Abellán, P., Sánchez-Fernández, D., Andújar, C., Calosi, P., Millán, A., Ribera, I. & Bilton, D. T. (2011), Dispersal ability rather than ecological tolerance drives differences in range size between lentic and lotic water beetles (Coleoptera: Hydrophilidae), *Journal of Biogeography* 39(5), 984–994.
- Austin, M. & Gaywood, M. (1994), Current problems of environmental gradients and species response curves in relation to continuum theory, *Journal of Vegetation Science* 5(4), 473–482.
- Aynalem, S. & Bekele, A. (2008), Species composition, relative abundance and distribution of bird fauna of riverine and wetland habitats of Infranz and Yiganda at southern tip of Lake Tana, Ethiopia, *Tropical Ecology* 49(2), 199.
- Baselga, A. (2010), Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity, *Global Ecology and Biogeography* 19(1), 134–143.
- Bejček, V., Hudec, K. & Štastný, K. (2006), *Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České Republice: 2001-2003*, Academia.
- Belmaker, J., Şekercioğlu, C. H. & Jetz, W. (2011), Global patterns of specialization and coexistence in bird assemblages, *Journal of Biogeography* 39(1), 193–203.
- Blumstein (2006), Developing an evolutionary ecology of fear: How life history and natural history traits affect disturbance tolerance in birds, *Animal Behaviour* 71(2), 389–399.

- Boulangeat, I., Lavergne, S., Van, E. J., Garraud, L. & Thuiller, W. (2012), Niche breadth, rarity and ecological characteristics within a regional flora spanning large environmental gradients, *Journal of Biogeography* 39(1), 204–214.
- Breitbach, N., Laube, I., Steffan-Dewenter, I. & Böhning-Gaese, K. (2010), Bird diversity and seed dispersal along a human land-use gradient: High seed removal in structurally simple farmland, *Oecologia* 162(4), 965–976.
- Brändle, M. & Brandl, R. (2008), Distribution, abundance and niche breadth of birds: scale matters, *Global Ecology and Biogeography* 10(2), 173–177.
- Brown, J. (1984), On the relationship between abundance and distribution of species, *American naturalist* 124, 255–279.
- Brown, J. H., Mehlman, D. W. & Stevens, G. C. (1995), Spatial variation in abundance, *Ecology* 76(7), 2028–2043.
- Brown, M. & Dinsmore, J. J. (1986), Implications of marsh size and isolation for marsh bird management, *The Journal of Wildlife Management* pp. 392–397.
- Burgess, M. D., Bellamy, P. E., Gillings, S., Noble, D. G., Grice, P. V. & Conway, G. J. (2015), The impact of changing habitat availability on population trends of woodland birds associated with early successional plantation woodland, *Bird Study* 62(1), 39–55.
- Carboni, M., Zelený, D. & Acosta, A. T. (2016), Measuring ecological specialization along a natural stress gradient using a set of complementary niche breadth indices, *Journal of Vegetation Science* 27(5), 892–903.
- Chesson, P. (2000), General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments, *Theoretical Population Biology* 58(3), 211–237.
- Colwell, M. & Taft, O. (2000), Waterbird communities in managed wetlands of varying water depth, *Waterbirds* 23(1), 45–55.
- Colwell, R. K. & Futuyma, D. J. (1971), On the measurement of niche breadth and overlap, *Ecology* 52(4), 567–576.
- Connell, H. J. (1961), Influence of interspecific competition and other factors on distribution of Barnacle *Chthamalus Stellatus*, *Ecology* 42, 710–723.
- Connor, E. F. & McCoy, E. D. (1979), The statistics and biology of the species-area relationship, *The American Naturalist* 113(6), 791–833.
- Correll, M. D., Wiest, W. A., Olsen, B. J., Shriver, W. G., Elphick, C. S. & Hodgman, T. P. (2016), Habitat specialization explains avian persistence in tidal marshes, *Ecosphere* 7(11).

- Craig, R. J. (2008), Determinants of species-area relationships for marsh-nesting birds, *Journal of Field Ornithology* 79(3), 269–279.
- Crowell, K. L. (1962), Reduced interspecific competition among the birds of Bermuda, *Ecology* 43(1), 75–88.
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villéger, S. & Mouquet, N. (2010), Defining and measuring ecological specialization, *Journal of Applied Ecology* 47(1), 15–25.
- Devictor, V., Julliard, R. & Jiguet, F. (2008), Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation, *Oikos* 117(4), 507–514.
- Ducatez, S., Tingley, R. & Shine, R. (2014), Using species co-occurrence patterns to quantify relative habitat breadth in terrestrial vertebrates, *Ecosphere* 5(12), 152.
- Durrett, R. & Levin, S. (1998), Spatial aspects of interspecific competition, *Theoretical population biology* 53(1), 30–43.
- Elith, J. & Leathwick, J. (2009), Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time, *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 40, 677–697.
- Elton, C. S. (1927), *Animal Ecology*, Macmillan Co.
- Česká společnost ornitologická (2015), ‘Mapování’.
[Online] URL: <http://bigfiles.birdlife.cz/Mapovani.pdf>
- Česká společnost ornitologická (2018), ‘Jednotný program sčítání ptáků’.
[Online] URL: <http://jpsp.birds.cz/>
- Fairbairn, E. S. & Dinsmore, J. J. (2001), Local and landscape-level influences on wetland bird communities of the prairie pothole region of Iowa, USA, *Wetlands* 21, 41–47.
- Fajmonová, Z., Zelený, D., Syrovátka, V., Vončina, G. & Hájek, M. (2013), Distribution of habitat specialists in semi-natural grasslands, *Journal of Vegetation Science* 24(4), 616–627.
- Figueiredo, M. S. L. & Grelle, C. E. V. (2009), Predicting global abundance of a threatened species from its occurrence: implications for conservation planning, *Diversity and Distributions* 15(1), 117–121.
- Ford, B. & Roberts, D. (2018), Latitudinal gradients of dispersal and niche processes mediating neutral assembly of marine fish communities, *Marine Biology* 165, 94.

- Fretwell, S. D. & Lucas, L. H. (1969), On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution of birds, *Acta Biotheoretica* 19, 16–36.
- Fridley, J. D., Vandermaast, D. B., Kuppinger, D. M., Manthey, M. & Peet, R. K. (2007), Co-occurrence based assessment of habitat generalists and specialists: a new approach for the measurement of niche width, *Journal of Ecology* 95(4), 707–722.
- Futuyma, D. J. & Moreno, G. (1988), The evolution of ecological specialization, *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19, 207–33.
- Gaston, K. & Blackburn, T. (1996), Range size-body size relationships: Evidence of scale dependence, *Oikos* 75, 479–485.
- Gaston, K. J. (1991), How large is a species' geographic range?, *Oikos* 61.
- Gaston, K. J., Blackburn, T. M., Greenwood, J. J., Gregory, R. D., Quinn, R. M. & Lawton, J. H. (2000), Abundance–occupancy relationships, *Journal of Applied Ecology* 37(s1), 39–59.
- Gause, G. (1934), *The Struggle for Existence*, Baltimore: Williams & Willkins.
- Goodwin, S. E. & Shriver, W. G. (2010), Effects of traffic noise on occupancy patterns of forest birds, *Conservation Biology* 25(2), 406–411.
- Gotelli, N. J., Graves, G. R. & Rahbek, C. (2010), Macroecological signals of species interactions in the Danish avifauna, *PNAS* 107(11), 5030–5035.
- Graham, C., Ferrier, S., Huettmann, F., Moritz, C. & Peterson, A. (2004), New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis, *Trends in Ecology & Evolution* 19, 497–503.
- Graves, G. R. & Rahbek, C. (2005), Source pool geometry and the assembly of continental avifaunas, *PNAS* 102, 7871–7876.
- Grinnell, J. (1917), The niche-relationships of the california thrasher, *The Auk* 34(4), 427–433.
- Guisan, A., Graham, C. H., Elith, J. & Huettmann, F. a. (2007), Sensitivity of predictive species distribution models to change in grain size, *Diversity and Distributions* 13(3), 332–340.
- Guisan, A. & Hofer, U. (2003), Predicting reptile distributions at the mesoscale: relation to climate and topography, *Journal of Biogeography* 30(8), 1233–1243.
- Guisan, A. & Thuiller, W. (2005), Predicting species distribution: offering more than simple habitat models, *Ecology Letters* 8(9), 993–1009.

- Hagemeijer, W. & Blair, M. (1997), 'EBCC Atlas of European Breeding Birds'.
[Online] URL: <https://www.ebcc.info/atlas.html>
- He, Z., Zhao, W., Chang, X., Chang, X. & Fang, J. (2006), Scale dependence in desert plant diversity, *Biodiversity & Conservation* 15(9), 3055–3064.
- Hirzel, A. H., Hausser, J., Chessel, D. & Perrin, N. (2002), Ecological-niche factor analysis: How to compute habitat-suitability maps without absence data?, *Ecology* 83(7), 2027–2036.
- Hutchinson, G. (1957), Concluding remarks, *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22, 415–427.
- Šilc, U., Lososová, Z. & Vrbničanin, S. (2014), Preslia, *Weeds shift from generalist to specialist: Narrowing of ecological niches along a north-south gradient* 86.
- Julliard, R., Clavel, J., Devictor, V., Jiguet, F. & Couvet, D. (2006), Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities, *Ecology Letters* 9(11), 1237–1244.
- Keinath, D. A., Doak, D. F., Hodges, K. E., Prugh, L. R., Fagan, W., Sekercioglu, C. H., Buchart, S. H. M. & Kauffman, M. (2017), A global analysis of traits predicting species sensitivity to habitat fragmentation, *Global Ecology and Biogeography* 26(1), 115–127.
- Kim, J., Chae, J. & Koo, T.-H. (2007), Variation in bird diversity in relation to habitat size in the urban landscape of Seoul, South Korea, *Acta ornithologica* 42(1), 39–44.
- Kokko, H. (1999), Competition for early arrival in migratory birds, *Journal of Animal Ecology* 68, 940–950.
- Koleff, P., Gaston, K. J. & Lennon, J. J. (2003), Measuring beta diversity for presence-absence data, *Journal of Animal Ecology* 72(3), 367–382.
- Lande, R. (1996), Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities, *Oikos* 76, 5–13.
- Lehman, S. (2004), Biogeography of the primates of Guyana: Effects of habitat use and diet on geographic distribution, *International Journal of Primatology* 25, 1225–1242.
- Lennon, J. J., Koleff, P., Greenwood, J. J. D. & Gaston, K. J. (2001), The geographical structure of british bird distributions: diversity, spatial turnover and scale, *Journal of Animal Ecology* 70(6), 966–979.
- Levin, D. A. & Kerster, H. W. (1968), Local gene dispersal in phlox, *Evolution* 22(1), 130–139.
- Lowe, P. R. (1936), The finches of the Galapagos in relation to Darwin's conception of species, *Ibis* 78(2), 310–321.

- MacArthur, R. H. (1958), Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests, *Ecology* 39(4), 599–619.
- MacArthur, R. H. (1984), *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*, Princeton University Press.
- Mackey, B. G. & Lindenmayer, D. B. (2001), Towards a hierarchical framework for modelling the spatial distribution of animals, *Journal of Biogeography* 28(9), 1147–1166.
- Magurran, A. & McGill, B. J. (2011), *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment*, Oxford University Press.
- Manthey, M. & Fridley, J. D. (2009), Beta diversity metrics and the estimation of niche width via species co-occurrence data: Reply to Zeleny, *Journal of Ecology* 97(1), 18–22.
- Marinšek, A., Čarni, A., Šilc, U. & Manthey, M. (2015), What makes a plant species specialist in mixed broad-leaved deciduous forests?, *Plant Ecology* 216.
- McCauley, S. J., Davis, C. J., Werner, E. E. & Robeson, M. S. (2014), Dispersal, niche breadth and population extinction: Colonization ratios predict range size in North American dragonflies, *Journal of Animal Ecology* 83(4), 858–865.
- McGeoch, M. & Gaston, K. (2002), Occupancy frequency distributions: patterns, artefacts and mechanisms, *Biological reviews* 77(3), 311–331.
- McGill, B. J. (2010), Matters of scale, *Science* 328(5978), 575–576.
- Mobaied, S., Machon, N. & Porcher, E. (2015), Ecological specialization and rarity indices estimated for a large number of plant species in France, *Data in Brief* 3.
- Naugle, D. E., Higgins, K. F., Nusser, S. M. & Johnson, W. C. (1999), Scale-dependent habitat use in three species of prairie wetland birds, *Landscape Ecology* 14(3), 267–276.
- Naugle, D. E., Johnson, R. R., Estey, M. E. & Higgins, K. F. (2009), A landscape approach to conserving wetland bird habitat in the prairie pothole region of eastern South Dakota, *Wetlands* 21, 1–17.
- Orme, C. D. L., Davies, R. G., Olson, V. A., Thomas, G. H., Ding, T.-S., Rasmussen, P. C., Ridgely, R. S., Stattersfield, A. J., Bennett, P. M., Owens, I. P. F., Blackburn, T. M. & Gaston, K. J. (2006), Global patterns of geographic range size in birds, *PLOS Biology* 4.
- Owens, I. P. F. & Bennett, P. M. (2000), Ecological basis of extinction risk in birds: Habitat loss versus human persecution and introduced predators, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97(22), 12144–12148.

- Palmer, M. W. & White, P. S. (1994), Scale dependence and the species-area relationship, *The American Naturalist* 144(5), 717–740.
- Pearce, J. L. & Boyce, M. S. (2005), Modelling distribution and abundance with presence-only data, *Journal of Applied Ecology* 43(3), 405–412.
- Pearson, R. G. & Dawson, T. P. (2003), Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful?, *Global Ecology and Biogeography* 12(5), 361–371.
- Rannap, R., Lõhmus, A. & Briggs, L. (2009), Niche position, but not niche breadth, differs in two coexisting amphibians having contrasting trends in Europe, *Diversity and Distributions* 15(4), 692–700.
- Rao, C. (1982), Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach, *Theoretical Population Biology* 21(1), 24–43.
- Recher, H. F. (1969), Bird species diversity and habitat diversity in Australia and North America, *The American Naturalist* 103(929), 75–80.
- Reif, J. (2013), Long-term trends in bird populations: A review of patterns and potential drivers in North America and Europe, *Acta ornithologica* 48(1), 1–16.
- Reif, J., Hořák, D., Krištín, A., Kopsová, L. & Devictor, V. (2016), Linking habitat specialization with species' traits in European birds, *Oikos* 125(3), 405–413.
- Reif, J., Jiguet, F. & Šťastný, K. (2010), Habitat specialization of birds in the Czech Republic: comparison of objective measures with expert opinion, *Bird Study* 57(2), 197–212.
- Rolando, A. & Robotti, C. A. (1985), Foraging niches of tits and associated species in northwestern Italy, *Bolletino di zoologia* 56(1), 61–72.
- RStudio Team (2015), *RStudio: Integrated Development Environment for R*, RStudio, Inc., Boston, MA.
[Online] URL: <http://www.rstudio.com/>
- Russell, R., Wood, S. A., Allison, G. & Menge, B. A. (2006), Scale, environment, and trophic status: The context dependency of community saturation in rocky intertidal communities., *The American Naturalist* 167(6), 158–170.
- Šťastný, K., Bejček, V. & Hudec, K. (1997), *Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České Republice 1985-1989*, H&H.
- Šťastný, K. & Hudec, K. (1987), *Atlas hnízdního rozšíření ptáků v ČSSR 1973/77*, Academia.

- Schluter, D. & Grant, P. R. (1982), The distribution of *Geospiza difficilis* in relation to *G. fuliginosa* in the Galápagos Islands: Tests of three hypotheses, *Evolution* 36(6), 1213–1226.
- Schoener, T. W. (1968), Sizes of feeding territories among birds, *Ecology* 49(1), 123–141.
- Simpson (1943), Mammals and the nature of continents, *American Journal of Science* 241, 1–31.
- Slatyer, R. A., Hirst, M. & Sexton, J. P. (2013), Niche breadth predicts geographical range size: A general ecological pattern, *Ecology Letters* 16(8), 1104–1114.
- Steenweg, R., Hebblewhite, M., Whittington, J., Lukacs, P. & McKelvey, K. (2018), Sampling scales define occupancy and underlying occupancy–abundance relationships in animals, *Ecology* 99(1), 172–183.
- Storchová, L. & Hořák, D. (2018), Life-history characteristics of European birds, *Global Ecology and Biogeography* 27(4), 400–406.
- Veech, J. A., Summerville, K. S., Crist, T. O. & Gering, J. C. (2002), The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea, *Oikos* 99(1), 3–9.
- Vimal, R. & Devictor, V. (2015), Building relevant ecological indicators with basic data: Species and community specialization indices derived from atlas data, *Ecological Indicators* 50, 1–7.
- Walker, J. S. (2007), Dietary specialization and fruit availability among frugivorous birds on Sulawesi, *Ibis* 149(2), 345–356.
- Ward, S., D. Sunderland, K., J. Chambers, R. & Dixon, A. (1986), The use of incidence counts for estimation of cereal aphid populations. 3. Population development and the incidence-density relation, *Netherlands Journal of Plant Pathology* 92, 175–183.
- Webb, T. & Gaston, K. (2000), Geographic range size and evolutionary age in birds, *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 267, 1843–1850.
- Whittaker, R. H. (1960), Vegetation of the siskiyou mountains, oregon and california, *Ecological Monographs* 30(3), 279–338.
- Zelený, D. (2008), Co-occurrence based assessment of species habitat specialization is affected by the size of species pool: Reply to Fridley et al. (2007), *Journal of Ecology* 97, 10–17.
- Zoltán, B.-D. (2012), Co-occurrence-based measure of species' habitat specialization: robust, unbiased estimation in saturated communities, *Journal of Vegetation Science* 23(2), 201–207.

Příloha č. 1: Skript k výpočtu indexu specializace Theta

```
# vstup: tabulková data (EBCC) ve formě jedniček a nul, sloupce představují druhy,
# řádky představují plochy

mytable <- read.table("ebcc.txt",header=T,check.names = F)

# volitelné vstupní parametry
repetition <- 100 # počet náhodných randomizací
min.occur <- 20 # minimální počet výskytů druhu

##### dále neupravovat #####

matrixall <- data.matrix(mytable)
sci.names <- colnames(mytable)

# počet všech druhů a čtverců ze vstupní tabulky
Nspecies.all <- dim(matrixall)[2]
Nplots.all <- dim(matrixall)[1]

rownames(matrixall) <- c(1:Nplots.all)
colnames(matrixall) <- c(1:Nspecies.all)

plots <- as.numeric(as.vector(rownames(matrixall))) # vektor čtverců označených čísly
1:počet

species.all <- as.numeric(as.vector(colnames(matrixall))) # vektor druhů označených
číslly 1:počet

Nplots.sp <- colSums(matrixall) # počet čtverců pro každý druh

species <- species.all[which(Nplots.sp >= min.occur)] # vektor vybraných druhů do
výpočtu s minimálním potem obsazených čtverců o velikosti min.occur

Nspecies <- length(species) # počet vybraných druhů

sci.name <- rep(0,Nspecies)
coex <- rep(0,Nspecies)
coex.sd <- rep(0,Nspecies)
richness <- rep(0,Nspecies)
total.co <- rep(0,Nspecies)
occur.freq <- rep(0,Nspecies)
BETA <- rep(0,Nspecies)
BETA.sd <- rep(0,Nspecies)

# VÝPOČET PRO J-TÝ DRUH ZE VŠECH VYBRANÝCH DRUHŮ

for(j in 1:Nspecies){
j.species <- species[j] # číslo druhu
```

```

j.matrixall <- matrixall[which(matrixall[,j.species]==1),] # matice obsazených
čtverců druhem j vs. všechny druhy

j.N <- dim(j.matrixall)[1] #počet všech výskytů druhu j

#### NÁHODNÝ VÝBĚR ČTVERCŮ ####

pole <- array(0,dim=c(min.occur,Nspecies.all,repotation)) # pole min.occur vs. počet
všech druhů
matice <- apply(matrix(c(1:j.N),nrow=j.N,ncol=repotation),2,function(x) sample(x,min.
occur)) # pomocná matice pro náhodný výběr čtverců o velikosti min.occur

# výsledkem je pro druh j (z Nspecies) pole náhodně vybraných obsazených čtverců vs.
všechny druhy (Nspecies.all) vs. počet opakování (#repotation)
for(i in 1:repotation){
  new <- j.matrixall[matice[,i],]
  as.numeric(row.names(new))
  pole[,i] <- j.matrixall[matice[,i],]}

soucet <- colSums(pole);soucet[soucet>0] <- 1

j.richness <- colSums(soucet)-1 # počet všech koexistujících druhů s druhem j pro
každou repetici jako vektor

loc.rich <- apply(pole,c(1,3),sum) # lokální počet druhů ve čtvercích pro každou
repetici

Walpha.rep <- colMeans(loc.rich) # průměrná lokální alfa diverzita pro každou repetici
i

Wbeta.rep <- j.richness-Walphi.rep # Whittakerova beta diverzita pro každou repetici
= počet všech koexistujících druhů - průměrná lokální diverzita

BETA[j] <- mean(Wbeta.rep) # průměrná beta diverzita ze všech repetici
BETA.sd[j] <- sd(Wbeta.rep) # směrodatná odchylka
coex[j] <- mean(j.richness) # průměrný počet koexistencí v repeticích
coex.sd[j] <- sd(j.richness) # směrodatná odchylka
sci.name[j] <- sci.names[species[j]] # vědecké jméno
richness[j] <- mean(rowSums(j.matrixall)) # průměrná lokální druhová bohatost ze
všech čtverců okolo j-tého druhu

occur.vec <- colSums(j.matrixall)
total.co[j] <- length(occur.vec[occur.vec>0])-1 # celkový počet koexistujících druhů
s druhem j

occur.freq[j] <- j.N # celkový počet výskytů druhu j
}

#####

# VÝSTUPNÍ TABULKA

BETA <- round(BETA,digits=2)
BETA.sd <- round(BETA.sd,digits=2)
richness <- round(richness,digits=2)

```



```

coex <- round(coex,digits=2)

Beta <- data.frame(sci.name,BETA,BETA.sd,occur.freq,total.co,coex,richness)

Beta <- Beta[order(-BETA),]
rownames(Beta) <- c(1:Nspecies)
colnames(Beta)[which(names(Beta) == "sci.name")] <- "druh"
colnames(Beta)[which(names(Beta) == "BETA")] <- "theta"
colnames(Beta)[which(names(Beta) == "BETA.sd")] <- "theta.sd"
colnames(Beta)[which(names(Beta) == "occur.freq")] <- "#ctverce"
colnames(Beta)[which(names(Beta) == "total.co")] <- "#koex"
colnames(Beta)[which(names(Beta) == "coex")] <- "#koex.sp.(plots)"
colnames(Beta)[which(names(Beta) == "richness")] <- "alfa(plots)"

veta <- print(paste("Výpočet specializace je omezen pro druhy (",Nspecies, "z celkov
ého počtu",Nspecies.all, ") s minimálním počtem (",min.occur,"z",Nplots.all, ") výs
kytů ve čtvercích."),sep="")

## [1] "Výpočet specializace je omezen pro druhy ( 379 z celkového počtu 498 ) s mini
málním počtem ( 20 z 2059 ) výskytů ve čtvercích."

# druhy s nízkou obsazeností čtverců pro výpočet beta diverzity:
uncalc.spec <- as.vector(sci.names[setdiff(species.all,species)])

write.table(Beta,file = "BETA_EBCC_20.txt")

```

Příloha č.2: Skript k výpočtu multipárového indexu specializace Simpson

```
#vstup: tabulková data (atlas) ve formě jedniček a nul, sloupce představují  
druhy, řádky představují plochy  
vstup.data <- read.table("atlas_m3.txt",sep=" ",header=T,check.names=F)  
  
# volitelné vstupní parametry  
  
repetition <- 100 # počet náhodných randomizací  
min.occur <- 20 # minimální počet výskytů druhu  
  
##### dále neupravovat #####  
  
matrixall <- data.matrix(vstup.data,rownames.force = T)  
sci.names <- colnames(matrixall)  
  
# počet všech druhů a čtverců ze vstupní tabulky  
Nspecies.all <- dim(matrixall)[2]  
Nplots.all <- dim(matrixall)[1]  
  
rownames(matrixall) <-c(1:Nplots.all)  
colnames(matrixall) <-c(1:Nspecies.all)  
  
plots <- c(1:Nplots.all) # vektor čtverců označených čísly 1:počet  
species.all <- c(1:Nspecies.all) # vektor druhů označených čísly 1:počet  
  
Nplots.sp <- colSums(matrixall) # počet čtverců pro každý druh  
species <- species.all[which(Nplots.sp >= min.occur)] #vektor vybraných druhů  
do výpočtu s minimálním počtem obsazených čtverců o velikosti min.occur  
  
Nspecies <- length(species) # počet vybraných druhů  
  
beta.simps <- rep(0,repetition)  
beta.simpson <- rep(0,Nspecies)  
name <- rep(0,Nspecies)  
coex.species <- rep(0,Nspecies)  
freq <- rep(0,Nspecies)  
  
fce.simpson <- function(matice=random.matice,k,l,i){  
  b1 <- length(which(matrixall[matice[k,i],] ==1 & matrixall[matice[l,i],]==0))  
  b2 <- length(which(matrixall[matice[k,i],] ==0 & matrixall[matice[l,i],]==1))  
  return(min(b1,b2))}  
  
fce.vypocet <- function(matice=random.matice){  
  for(i in 1:repetition){
```

```

Nspecies.plots<-length(which(colSums(matrixall[matrice[,i],])>0)) # počet
všech druhů ve vybraných plotech

min.all <- NULL
n <- min.occur
Nspecies.per.plot <- rep(0,n) # vektor počtu druhů ve vybraných čtvercích
k <-1
repeat{ l <- k+1
  minimum <- rep(0,times=(n-k))
  repeat{ minimum[l-k] <- fce.simpson(matrice,k,l,i)
    if (l==n) break
    l <- l+1}
  min.all<- c(min.all,minimum)
  k <- k+1
  if (k==n) break }
Nspecies.per.plot<-sum(matrixall[random.matrice[,i],])
beta.simps[i] <- sum(min.all)/(sum(min.all)+(sum(Nspecies.per.plot)-Nspecies.
plots))
}
beta.mean <- mean(beta.simps)
return(beta.mean)
}

for(j in 1:Nspecies){
j.species <- species[j]
j.matrixall <- matrixall[which(matrixall[,j.species]==1),]
j.N <- dim(j.matrixall)[1]
j.plots <- as.numeric(rownames(j.matrixall))

#### NÁHODNÝ VÝBĚR ČTVERCŮ ####

random.matrice <- apply(matrix(j.plots,nrow=j.N,ncol=repetition),2,function(x)
sample(x,min.occur))
beta.simpson[j] <- fce.vypocet(random.matrice)
name[j] <- sci.names[species[j]]
coex.species[j] <- dim(j.matrixall[,which(colSums(j.matrixall)>0)))[2]-1
# celkový počet koexistujících druhů s druhem j

freq[j] <- j.N # celkový počet výskytů druhu j
}

##### VÝSTUPNÍ TABULKA ###
output.tab <- data.frame(name,beta.simpson,freq,coex.species)
colnames(output.tab)[which(names(output.tab) == "name")] <- "druh"
colnames(output.tab)[which(names(output.tab) == "beta.simpson")] <- "simpson"
colnames(output.tab)[which(names(output.tab) == "occur.freq")] <- "#ctverce"
colnames(output.tab)[which(names(output.tab) == "total.co")] <- "#koex"
output.tab <- output.tab[order(-output.tab$simpson),]
rownames(output.tab) <- c(1:Nspecies)

write.table(output.tab,file = "SIMPS_atlas_m3.txt")

```